АКАДЕМИЯ НАУК СССР



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXIV ВЫП. 3
VOLUME FASC.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1945

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF



ВЫПУСК 3 ТОМ XXIV 1945

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

Printed in Soviet Union

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# ГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БЕНТОСА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Я. А. БИРШТЕЙН

Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ и Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

## I. Введение

В течение нескольких лет (1932, 1934, 1935 и 1937 гг.) мне пришлось заниматься количественным учетом донной фауны Северного Каспия. При сопоставлении сборов, сделанных в одном и том же районе моря в разные годы и в разные сезоны, удается констатировать как сезонные, так и годовые колебания количества, распространения и биомассы отдельных компонентов бентоса. В настоящей статье я остановлюсь только на годовых изменениях бентоса.

Нет никакого сомнения в том, что колебания состава и количества донного населения Северного Каспия теснейшим образом связаны с изменениями всего режима моря. В этом смысле охваченный нашими исследованиями отрезок времени представляет значительный интерес, так как на 1935—1941 гг. приходится период необыкновенно низкого стояния уровня Каспийского моря и значительного уменьшения притока вод р. Волги, что, разумеется, должно было оказать глубокое влияние на биологию Каспия. С 1941 г. уровень Каспия начал повышаться, но этот период выходит за рамки настоящей статьи.

## II. Обзор литературы

Годовые изменения морского бентоса изучены весьма слабо, однако на основании имеющихся литературных данных все-таки можно сделать заключение о том, что донное население всех изученных в этом отношении морей от года к году не остается неизменным.

Бойсен-Иенсен (Boysen-Jensen) и Блевад (Blegvad) обнаружили это в Лимфиорде при сравнении ежегодных данных по количеству экземпляров донных животных за время с 1909 по 1917 г. [3] и по их биомассе за время с 1910 по 1924 г. [2]. Первый автор видел причины обнаруженных им колебаний прежде всего в различном количестве отрождающихся особей и быстром потреблении донных животных рыбами, второй выдвинул на первое место изменения в силе и направлении течений, часто заносящих планктические личинки в непригодные для развития взрослых форм условия, а также изменения других внешних факторов — температуры, содержания кислорода и т. д.; выеданию рыбами он придает гораздо меньшее значение, чем Бойсен-Иенсен. К сходным выводам пришел Гагмейер (Hagmeier), изучавший колебания «пятен» моллюсков Mactra subtruncata в Северном море около о. Гельголанда [8]. Аналогичные наблюдения в прибрежных водах Шотландии провел Стефен (Stephen) над некоторыми Lamellibranchiata [20].

Тэмдруп (Thamdrup), изучавший литоральную фауну полуострова Скалинг (Дания), пытался объяснить подмеченные им колебания по годам количества Cardium edule и Macoma baltica различной степенью выедания моллюсков камбалой [21]. Сегерштрэле (Segerstråle) констатировал резкие колебания по годам количества двух видов Amphipoda-Pontoporeia affinis и Corophium volutator у берегов Финляндии [18, 19]. Значительное уменьшение количества последнего вида в 1929—1930 гг. Сегерштрэле объяснял эпизоотией, вызванной грибком (вероятно Cryptococcus gammari Vejd.). В сводке Л. А. Зенкевича цитируется неопубликованная работа В. И. Зацепина и З. А. Филатовой, сравнивших распределение донной фауны Кольского залива в 1916 г. (по данным К. М. Дерюгина) и в 1934—1936 гг. и обнаруживших увели-

чение тепловодных и уменьшение холодноводных форм, связанные с общим потеплением Арктики [10]. Наконец, Ф. Д. Мордухай-Болтовской обнаружил в Таганрогском заливе закономерное перемещение вглубь залива реликтовых и пресноводных комплексов донного населения и наступление с запада на восток морских комплексов. Это явление он увязал с уменьшением стока р. Дон, благодаря чему ослабилось течение, направленное от устья Дона к открытому морю и разносящее пелагические личинки солоноватоводных форм [16].

Таким образом, исследователи, обнаружившие колебания количества донных животных по годам, видели причины этих колебаний в 1) изменении силы и направления морских течений, разносящих планктические личинки [16, 2, 8], 2) особенностях температурного режима того или другого периода [10, 8, 20], 3) разной степени выедания донных животных рыбами [3, 21] и 4) наличии эпизоотий [19].

## III. Комплексы донного населения и распределение биомассы бентоса Северного Каспия

Единственные опубликованные количественные данные по бентосу Северного Каспия содержатся в блестящей по тому времени работе Н. Л. Чугунова, который сделал попытку разобраться в группировках донных животных. Он считал, что соленость в опресненной части моря «имеет определяющее для видового состава донной фауны значение», и на этом основании наметил для Северного Каспия следующие три зоны: 1) волжское пресноводное предустьевое пространство, 2) солоноватоводная зона с двумя отделами, 3) морская зона с постоянной, относительно высокой соленостью [22].

Учитывая значительную эвригалинность почти всех обитателей солоноватоводной зоны, занимающей бóльшую часть акватории Северного Каспия (Oligochaeta и Chironomidae встречаются повсеместно, Dreissena polymorpha, виды рода Adacna и большинство ракообразных живут и в осолоненном Среднем и Южном Каспии), трудно признать столь важное значение солености. Как фактор, определяющий распространение донных животных, она выступает на первое место только в южной, наиболее осолоненной части Северного Каспия, населенной стеногалинными среднекаспийскими обитателями, и отчасти в авандельтах рек, куда заходят пресноводные организмы (Anodonta, Viviparus). Гораздо большее значение приходится придавать характеру грунта и связанным с ним факторам — скорости течения и газовому режиму.

Мягкие грунты (ил, песчанистый ил и илистый песок) залегают широкой лентой вдоль так называемого 12—18-футового свала и, кроме того, занимают Уральскую бороздину. Осаждение на свале мелких частиц, выносимых Волгой, Уралом и Тереком, объясняется коагулирующим действием морской воды. Эти отложения оказываются обогащенными органическим веществом, за счет окисления которого происходит обеднение кислородом придонного слоя воды. В условиях нарушения вертикальной циркуляции, например при распреснении поверхностного слоя, в придонном слое наблюдается дефицит кислорода. Бóльшая часть обитателей мягких грунтов свала приспособлена к переживанию таких, вероятно периодически наступающих неблагоприятных периодов: Cardidae мягких грунтов (главным образом Adacna) обладают длинными сифонами, позволяющими пользоваться кислородом вышележащих слоев воды, минуя придонный стагнирующий слой; Chironomidae и Oligochaeta имеют растворенный гемоглобин в крови, связывающий значительные количества кислорода, который затем используется организмом при наступлении кислородного дефицита. В противоположность кислородному режиму, условия питания в зоне свала весьма благоприятны, так как именно здесь происходит осаждение детрита и развивается богатый фитопланктон на базе вносимых реками биогенных элементов.

Залегание мягких грунтов в углубленной до 20 м центральной части восточного участка Северного Каспия — Уральской бороздине — стоит в связи с тем, что этот район находится в халистатической зоне основного кругового течения.

Бóльшая часть дна моря занята жесткими грунтами — песком с примесью битой ракуши. Это — район действия более или менее сильных течений, вымывающих мелкие фракции грунта и обеспечивающих постоянную хорошую аэрацию.

Сопоставляя состав донной фауны в первую очередь с характером грунта и, уже в пределах области распространения сходных грунтов, — с соленостью, удается наметить пять основных комплексов донного населения Северного Каспия (рис. 1). Под комплексами я понимаю локальные группировки видов, обладающих сходными ареалами, обусловленными одними и теми же физико-географическими условиями. Для характеристики комплексов я пользуюсь предложенным Зенкевичем и Броцкой [11] методом вычисления для каждого вида данного комплекса индекса плотности, т. е. квадратного корня из произведения частоты встречаемости ($p$) в процентах на среднюю биомассу ($b$) в г/м². Полученные таким образом цифры располагаются в ряд по направлению убывания абсолютной величины индекса плотности, образуя кривые, ход которых позволяет объективно выделить руководящие, характерные и второстепенные виды.

1. Комплекс авандельт (и дельт) расположен главным образом в пределах авандельты Волги и отчасти вдоль западного берега Северного Каспия. Входящие в него

организмы существуют в условиях почти пресной воды (до 2—3‰), сильного течения, жесткого грунта, мелководья и богатого притока питательных веществ. Наиболее характерными для этого комплекса представителями следует считать из моллюсков Dreissena polymorpha, достигающую здесь максимального развития, далее, спускающихся из рек Anodonta, Viviparus и изредка Limnaea ovata, из ракообразных — Pandorites platycheir, Mesomysis ullskyi (= Metamysis strauchi) и встречающуюся только здесь Volgocuma thelmatophora. Средняя биомасса комплекса довольно высока, благодаря массовому развитию Dr. polymorpha и присутствию Anodonta.

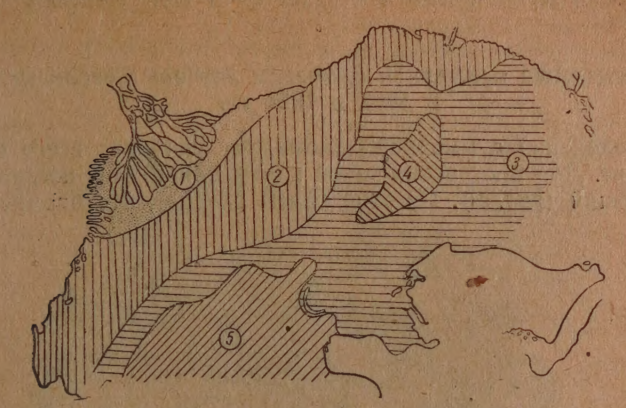



**Рис. 1. Комплексы донного населения Северного Каспия**

*1*—комплекс дельт и авандельт; *2*—комплекс мягких грунтов 12—18-футового свала; *3*—промежуточный комплекс жестких грунтов; *4*—комплекс Уральской бороздины; *5* — комплекс соленолюбивых видов

2. Комплекс мягких грунтов свала занимает охарактеризованную выше зону 12—18-футового свала и район перед Аграханским заливом. Газовый режим этой области неустойчив, соленость колеблется в пределах от 3 до 7‰, глубины — от 2 до 8 м; пищевой режим благоприятный. К этому комплексу приурочены максимальные количества Chironomidae, Oligochaeta, Corophium nobile, C. chelicorne, C. monodon, Pterocuma sowinskyi, Pt. pectinata, Schizorhynchus bilamellatus, Gmelina pusilla, Niphargoides similis, N. compressus, а из неучитываемых дночерпателем форм — Cordylophora caspia, Astacus leptodactylus caspius, Mesomysis ullskyi и Paramysis baeri. Руководящими формами являются Monodacna caspia, Dreissena polymorpha и Adacna plicata, характерными — Oligochaeta и Chironomidae. Биомасса комплекса низкая.

3. Промежуточный комплекс жестких грунтов распространен на всей остальной площади Северного Каспия, за исключением Уральской бороздины и юго-западной части моря. Соленость занимаемой им зоны — 5—9‰, глубина — 8—12 м. Характерно присутствие здесь Didacna trigonoides. Значительного количественного развития достигают здесь и другие формы — Monodacna caspia, Dr. polymorpha, Theodoxus pallasi, Niphargoides caspius, N. corpulentus и Corophium chelicorne. Зато Oligochaeta, Chironomidae, Cumacea и большинство Corophiidae развиваются в меньшей степени, чем в предыдущем комплексе. В качестве руководящих форм фигурируют Didacna trigonoides и Monodacna caspia, характерных — Dreissena polymorpha, Dr. caspia и Adacna plicata. Биомасса более чем вдвое превышает биомассу предыдущего комплекса, причем моллюски приобретают большее значение: в данном комплексе они составляют 95% от общей биомассы, в предыдущем — всего 86%.

4. Комплекс Уральской бороздины приурочен к мягким грунтам, высокой и довольно постоянной солености (больше 9‰) и относительно большим глубинам (больше 11 м). Он отличается от соседних комплексов преимущественно негативными чертами — отсутствием Dikerogammarus haemobaphes, слабым развитием Corophiidae и Cumacea. Моллюски также не дают здесь высоких показателей. Didacna trigonoides и Dreissena polymorpha встречаются, как правило, лишь на склонах бороздины. Тем не менее благодаря своему значительному весу они выходят на первое место по индексу плотности. В качестве вида, обитающего почти исключительно и в наибольшем количестве в этом районе, следует назвать Pandorites podoceroides. По составу руководящих и характерных форм этот комплекс очень близок к предыдущему, но характер кривой индексов плотности и низкая величина суммарной биомассы напоминают скорее комплекс мягких грунтов свала.

5. Комплекс соленолюбивых видов занимает граничащий со Средним Каспием юго-западный участок Северного Каспия с соленостью 10—12‰, жесткими грунтами и глубинами больше 11 м. По существу это — кусок Среднего Каспия с типично среднекаспийским населением. Здесь получают наибольшее развитие Didacna bar-

bot-de-marnyi, Dreissena caspia, Mytilaster lineatus, Monodacna n. sp. (?), Corophium robustum, Gammarus pauxillus и др. Из общих с другими комплексами форм здесь обитают в довольно большом количестве Didacna trigonoides, Monodacna caspia, Corophium chelicorne, Dikerogammarus haemobaphes и т. д. Общее количество видов, входящих в рассматриваемый комплекс, гораздо больше, чем во всех остальных. В качестве руководящих форм выступают Didacna barbot-de-marnyi, Dreissena caspia, в качестве характерных — Monodacna sp., Mytilaster lineatus, Cardium edule и Didacna trigonoides. Как по суммарной биомассе, так и по густоте населения этот комплекс занимает первенствующее положение среди всех остальных комплексов Северного Каспия.

## IV. Распределение суммарной биомассы бентоса Северного Каспия в 1935 и 1937 гг.

О распределении суммарной биомассы удобнее всего судить по карте изобент. Для построения такой карты для 1935 г. послужило около 2000 станций (рис. 2). Из этой карты следует, что биомасса бенто-

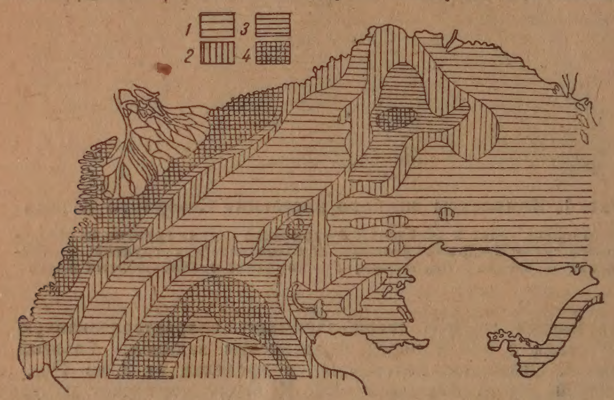



**Рис. 2. Распределение биомассы бентоса в 1935 г.**
*1* — меньше 10 г/м²; *2* — 10—50 г/м²; *3* — 50—100 г/м²; *4* — больше 100 г/м²

са Северного Каспия распределена чрезвычайно неравномерно и колеблется от долей грамма до 360 г/м². Бо́льшая часть акватории Северного Каспия характеризуется биомассой 10—50 г/м². Наиболее богат бентосом район, занятый комплексом соленолюбивых видов. Изобента 100 г/м² очерчивает здесь широкую изогнутую углом ленту, смыкающуюся на юго-востоке и юго-западе с высокопродуктивными участками прибрежных зон Среднего Каспия. С юга подходит малопродуктивная зона, расположенная на скате к большим глубинам Среднего Каспия и замечательная грунтом, состоящим из целой, чистой, перемытой ракуши, почти без примеси мелкой фракции. Другое, значительно меньшее пятно биомассы выше 100 г/м² лежит на юго-восток от дельты р. Урала. Здесь в очень большом количестве развиваются Didacna trigonoides и некоторые другие компоненты промежуточного комплекса жестких грунтов. Наконец третья зона, занятая биомассой выше 100 г/м², находится в северной части авандельты Волги, где, помимо мощного развития Dreissena polymorpha, нередко наблюдается присутствие крупных Anodonta. Очень низкой биомассой (менее 10 г/м²) обладают мягкие грунты свала, центральные части Уральской бороздины и залива Кочак и бо́льшая часть заливов Мертвый Култук и Кайдак, кроме узкой полосы вдоль восточного берега Кайдака. Далее, очень слабо населены обширный участок жестких грунтов, лежащий между восточным скатом Уральской бороздины и Мертвым Култуком, а также вся мелководная прибрежная полоса. Вычисление биомассы бентоса всего Северного Каспия дает величину порядка 6—6,5 млн. тонн.

Эта схема оказывается справедливой и для 1937 г. (рис. 3). Наибольшими показателями попрежнему характеризуется комплекс соленолюбивых видов, наименьшими — комплексы свала и бороздины. Но по абсолютным значениям показатели 1935 и 1937 гг. совершенно не сравнимы между собой: там, где в 1935 г. проходила изобента в 50 г., в 1937 г. проходит изобента в 10 г; район, занятый в 1935 г. биомассой 100—350 г/м², в 1937 г. характеризуется показателями 10—50 г/м²; в то время как в 1935 г. в большей части района распространения ком-

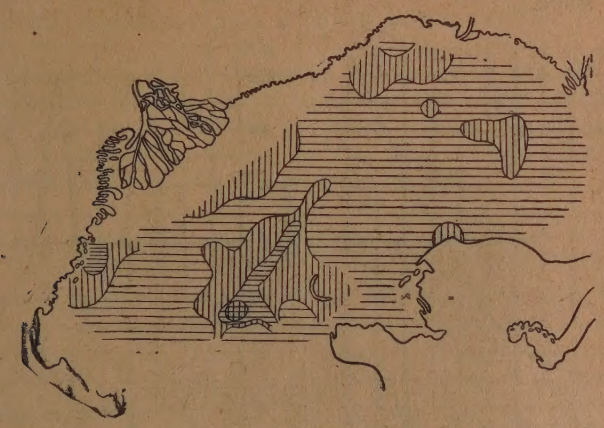


**Рис. 3. Распределение биомассы бентоса в 1937 г. Обозначения как на рис. 2**

плекса соленолюбивых видов была констатирована биомасса выше 100 г/м², в 1937 г. удалось обнаружить такую биомассу только в одном случае. Суммирование всех полученных данных показывает, что биомасса бентоса Северного Каспия за период с 1935 по 1937 г. уменьшилась приблизительно в 6 раз, т. е. в 1937 г. она составляла величину порядка 1 млн. тонн.

Прежде чем переходить к рассмотрению хода и причин такого сильного уменьшения биомассы бентоса, следует разобраться в факторах, определяющих неравномерное и одинаковое для обоих лет распределение биомассы бентоса.

Чугунов, основываясь на весьма ограниченном материале, попытался увязать биомассу бентоса Северного Каспия с грунтами, глубинами и соленостью. Он нашел, что наиболее высокую биомассу имеет предустьевое пространство Волги с песчаным и песчанисто-илистым грунтом, на мягких грунтах свала биомасса очень низка, а в пределах морской зоны она повышается, но не достигает величины, характеризующей предустьевое пространство. Последний пункт явно ошибочен, так как исследования Чугунова не затронули южных, наиболее богатых бентосом районов Северного Каспия. Низкие показатели биомассы бентоса свала автор объясняет имеющимся здесь солевым барьером, мешающим проникновению в эту зону как пресноводных, так и морских элементов. Кроме того, для некоторых участков «морской зоны» Чугунов допускает возможность гибели значительной части донных животных под влиянием временного опреснения и сильного прогревания.

Чтобы учесть влияние солености на биомассу бентоса, я вычислил средние величины биомассы, приходящиеся на промежутки между среднегодовыми изогалинами. Полученный таким образом график «галопатии» биомассы бентоса (рис. 4) не позволяет говорить о наличии ясно выраженного барьера. Наиболее высокие показатели биомассы приурочены к низким и высоким соленостям, а низкие показатели падают на промежуточные солености (3—9‰). Этот отрезок солености

оказывается очень растянутым, что совершенно не соответствует понятию барьера. Бо́льшая часть акватории Северного Каспия характеризуется как раз такими промежуточными соленостями, а для нее приведенный график почти ничего не дает, ясно показывая только высокую биомассу солелюбивых и связанных с речным стоком форм по сравнению с типичными северокаспийскими аборигенами. Весьма интересно сходство этого графика с кривой, которую дает Ремане (Remane [17]) для изменения количества видов в зависимости от солености в Балтийском море.

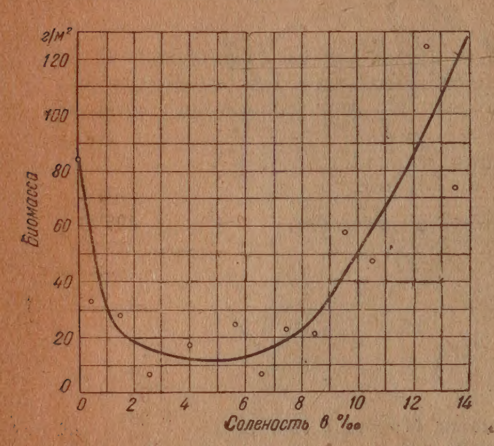



Рис. 4. Зависимость биомассы бентоса от солености

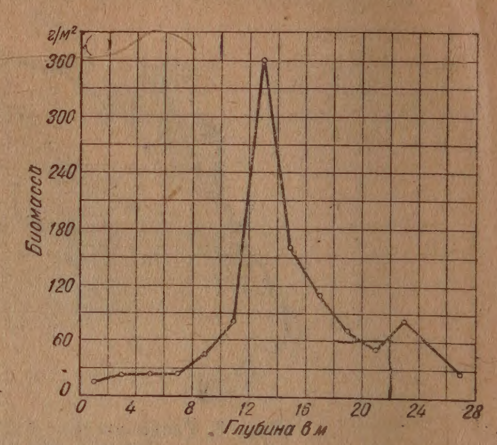



Рис. 5. Зависимость биомассы бентоса от глубины

Для темы настоящей работы полученные данные весьма существенны с другой точки зрения. Из этого графика следует, что в случае возможного осолонения Каспия, связанного с уменьшением речного стока, можно было бы ожидать увеличения суммарной биомассы, чего в действительности не наблюдалось.

Составленная аналогичным способом кривая распределения биомассы бентоса по глубинам (рис. 5) демонстрирует приуроченность максимальных показателей к глубине 12—16 м и резкое падение кривой в сторону бо́льших и меньших глубин. Глубина 13 м, на которую падает максимальная биомасса, вдвое превышает среднюю глубину Северного Каспия (6,1—6,2 м). Таким образом, большая часть моря оказывается слабо заселенной. Пик кривой соответствует глубине обитания комплекса солелюбивых видов, а сложное и пестрое распределение биомассы на меньших глубинах кривой не отражено, так как при осреднении материала эти различия сгладились.

Таблица 1

**Эдафопатия биомассы бентоса Северного Каспия**

| Грунт | Средняя биомасса, г/м² |
|---|---|
| Ракуша | 79,0 |
| Песок — ракуша | 32,2 |
| Песок | 23,9 |
| Песок — ракуша — ил | 26,7 |
| Ил—ракуша | 18,8 |
| Ил | 8,8 |
| Ил с запахом $H_2S$ | 0,9 |

Более точное совпадение получается при сопоставлении биомассы бентоса и характера грунта (табл. 1).

Из табл. 1 ясно, что биомасса бентоса на мягких грунтах значительно ниже, чем на жестких. Как уже указывалось выше, характер грунта важен не только сам по себе, но и как показатель периодического обеднения кислородом придонного слоя воды; обитатели мягких грунтов отличаются известными приспособлениями, позволяющими им

переносить заморные условия. Организмы, определяющие высокие показатели биомассы, такими приспособлениями не обладают, и поэтому повышенная биомасса бентоса наблюдается в хорошо аэрируемых участках моря, обеспеченных кроме того достаточным количеством питательных веществ.

## V. Сопоставление биомассы бентоса по годам

При этом сопоставлении выбирались станции, сделанные в один и тот же месяц, приблизительно в одной точке, глубина и грунт которых совпадают.

Относящийся к 1918 г. материал Чугунова не удается сопоставить с нашими сборами 1932 г. Такую возможность дает богатый материал 1935 г., причем из 18 станций Чугунова только 7 совпадают с нашими; из них 6 относятся к комплексу мягких грунтов свала[1] и одна — к комплексу соленолюбивых видов (станция № 18).

Таблица 2

**Сопоставление данных по комплексу мягких грунтов свала за 1918 и 1935 гг.[2]**

| Названия животных | 1918 г. | | | 1935 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *b* | *p* | *n* | *b* | *p* |
| Cordylophora caspia | — | 0,38 | 50 | — | — | — |
| Oligochaeta | 131,0 | 0,16 | 83 | 147,0 | 0,49 | 100 |
| Archaeobdella esmonti | 0,5 | ? | 17 | 2,6 | 0,05 | 33 |
| Polychaeta | 2,0 | 0,12 | 33 | 153,0 | 0,38 | 33 |
| Gammaridae | 82,0 | 1,16 | 100 | 51,0 | 1,06 | 100 |
| Corophiidae | 15,0 | 0,04 | 33 | 19,0 | 0,03 | 33 |
| Cumacea | 3,5 | 0,01 | 66 | 49,0 | 0,22 | 66 |
| Chironomidae | 97,0 | 0,18 | 83 | 100,0 | 0,35 | 83 |
| Adacna | 6,0 | 2,77 | 50 | 10,8 | 2,83 | 50 |
| Monodacna | 5,7 | 3,77 | 83 | 3,7 | 5,00 | 50 |
| Dreissena polymorpha | 41,0 | 13,77 | 33 | 128,7 | 14,79 | 33 |
| Всего | 383,7 | 22,36 | — | 664,8 | 25,20 | — |

Из табл. 2 следует, что за 17 лет донная фауна свала и количественно и качественно не изменилась. Несовпадающие показатели для некоторых мелких групп (Polychaeta, Cumacea) вероятно случайны. Различие в средних весах Chironomidae и Oligochaeta следует объяснить допущенной Чугуновым ошибкой при просушивании материала перед взвешиванием, обнаруженной Боруцким [4].

Сравнение данных по станции № 18 Чугунова, повторенной в 1935 и 1937 гг. и относящейся к комплексу соленолюбивых видов, указывает на отсутствие резких различий в составе фауны за 1918 и 1935 гг. В обоих случаях очень велика биомасса соленолюбивых Didacna и Dreissena caspia. Вместо трех видов Cardidae, обнаруженных в 1918 г., в 1935 г. появился Mytilaster lineatus. В 1937 г. его количество резко увеличилось, но остальные компоненты малакофауны исчезли, а суммарная биомасса резко снизилась.

Более обширный материал можно использовать для сравнения данных 1932, 1935 и 1937 гг. Удалось выбрать 20 станций, повторенных за эти годы. По 7 станций приходится на комплексы мягких грунтов

[1] Это — станции Чугунова №№ 6, 9, 12, 13, 14, 15 и 16; расположенные рядом и сходные друг с другом по фауне №№ 12 и 13 я объединил.

[2] Здесь и в дальнейшем *n* — среднее количество экземпляров на 1 м², *b* — средняя биомасса на 1 м², *p* — частота встречаемости в процентах.

свала и жестких грунтов, 4 — на комплекс солелюбивых видов и 2 — на комплекс Уральской бороздины (табл. 3).

Таблица 3

**Сопоставление данных по комплексу мягких грунтов свала за 1932, 1935 и 1937 гг.**

| Названия животных | 1932 г. | | | 1935 г. | | | 1937 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *b* | *p* | *n* | *b* | *p* | *n* | *b* | *p* |
| Oligochaeta | 142,0 | 0,34 | 86 | 175,0 | 0,45 | 86 | 319,0 | 0,71 | 71 |
| Polychaeta | 7,0 | 0,02 | 43 | 21,0 | 0,07 | 43 | 18,0 | 0,05 | 99 |
| Archaeobdella | 0,5 | 0,01 | 29 | 2,0 | 0,05 | 29 | 4,3 | 0,05 | 29 |
| Gammaridae | 5,3 | 0,073 | — | 37,1 | 0,33 | — | 16,2 | 0,14 | — |
| Corophiidae | 11,0 | 0,09 | — | 164,0 | 2,00 | — | 51,1 | 0,27 | — |
| Chironomidae | 19,0 | 0,68 | 100 | 23,3 | 0,01 | 57 | 4,3 | 0,02 | 29 |
| Adacna plicata | 19,1 | 9,35 | 57 | 7,3 | 3,67 | 57 | 0,7 | 0,06 | 14 |
| Adacna minima | 1,1 | 0,05 | 29 | — | — | — | — | — | — |
| Adacna laeviuscula | — | — | — | 0,4 | 0,01 | 14 | 6,4 | 0,14 | 14 |
| Monodacna caspia | 10,0 | 5,76 | 71 | 8,1 | 3,16 | 71 | 2,1 | 0,22 | 29 |
| Didacna trigonoides | 0,5 | 0,03 | 14 | 0,1 | 0,75 | 14 | 0,7 | 0,22 | 14 |
| Cardium edule | 0,3 | 0,06 | 14 | 4,4 | 1,51 | 14 | 8,8 | 0,67 | 29 |
| Dreissena polymorpha | 18,6 | 0,05 | 43 | 7,0 | 0,10 | 43 | 21,1 | 1,72 | 29 |
| Mytilaster lineatus | — | — | — | — | — | — | 100,7 | 1,76 | 14 |
| Всего | 283,2 | 16,283 | — | 281,0 | 11,57 | — | 216,0 | 5,037 | — |

Принимая во внимание незначительное число использованных для сравнения станций, следует признать, что с 1932 по 1935 г. принципиальных изменений в составе и биомассе комплекса не произошло. Зато данные 1937 г. существенно отличаются от данных прошлых лет. Суммарная биомасса снизилась в 3 раза по сравнению с 1932 г. и в 2 раза по сравнению с 1935 г. Снижение произошло исключительно за счет Cardidae, биомасса которых почти в 9 раз ниже, чем в 1935 г., и в 15 раз ниже, чем в 1932 г. Более резко это явление выражено на данных по комплексу жестких грунтов (табл. 4).

Таблица 4

**Сопоставление данных по комплексу жестких грунтов за 1932, 1935 и 1937 гг.**

| Названия животных | 1932 г. | | | 1935 г. | | | 1937 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *b* | *p* | *n* | | *p* | *n* | *b* | *p* |
| Oligochaeta | 159,4 | 0,31 | 100 | 50,6 | 0,07 | 86 | 27,4 | 0,04 | 71 |
| Hypania invalida | 5,7 | 0,04 | 43 | 3,4 | 0,01 | 29 | 0,5 | 0,003 | 14 |
| Parhypania brevispinis | 7,4 | 0,01 | 43 | 0,5 | 0,003 | 29 | — | — | — |
| Archaeobdella esmonti | 2,6 | 0,07 | 43 | 3,1 | 0,08 | 71 | 1,4 | 0,02 | 14 |
| Gammaridae | 24,6 | 0,357 | — | 48,0 | 0,977 | — | 27,7 | 0,167 | — |
| Corophiidae | 159,2 | 0,89 | — | 132,1 | 0,50 | — | 144,9 | 0,42 | — |
| Cumacea | 29,3 | 0,13 | — | 75,9 | 0,294 | — | 7,5 | 0,025 | — |
| Chironomidae | 8,3 | 0,05 | 43 | 11,8 | 0,05 | 57 | 2,1 | 0,01 | 29 |
| Didacna trigonoides | 7,1 | 11,74 | 100 | 42,4 | 10,90 | 100 | 10,0 | 2,03 | 71 |
| Didacna barbot-de-marnyi | 0,3 | 0,01 | 14 | 0,4 | 0,64 | 14 | — | — | — |
| Monodacna caspia | 5,4 | 1,23 | 57 | 18,4 | 2,73 | 86 | 2,6 | 0,26 | 13 |
| Adacna plicata | 47,4 | 7,39 | 86 | 27,3 | 0,72 | 71 | 0,7 | 0,27 | 14 |
| Adacna minima | 5,0 | 0,37 | 57 | 5,1 | 0,17 | 29 | 0,4 | 0,004 | 14 |
| Adacna laeviuscula | — | — | — | 0,7 | 0,007 | 14 | — | — | 14 |
| Cardium edule | 0,6 | 0,29 | 14 | 0,3 | 0,09 | 14 | 13,1 | 3,21 | 43 |
| Dreissena polymorpha | 103,7 | 6,24 | 71 | 773,8 | 13,91 | 80 | 181,3 | 2,38 | — |
| Mytilaster lineatus | — | — | — | 3,8 | 0,43 | 14 | 0,7 | 0,01 | 71 |
| Theodoxus pallasi | — | — | — | 1,0 | 0,03 | 14 | 0,7 | 0,02 | 14 |
| Всего | 565,0 | 29,127 | — | 1198,6 | 31,64 | — | 320,8 | 8,851 | — |

В то время как показатели 1932 и 1935 гг. весьма сходны, между 1935 и 1937 гг. произошло уменьшение биомассы почти в 4 раза за счет Cardidae и отчасти Dreissena polymorpha. Из всех Cardidae увеличились показатели только для Cardium edule.

Не рассматривая комплекс Уральской бороздины, для которого, несмотря на ограниченное количество станций, удается констатировать то же явление, перейдем к комплексу соленолюбивых видов, где оно выражено особенно резко (табл. 5).

Таблица 5

**Сопоставление данных по комплексу соленолюбивых видов за 1932, 1935 и 1937 гг.**

| Названия животных | 1932 г. | | | 1935 г. | | | 1937 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *b* | *p* | *n* | *b* | *p* | *n* | *b* | *p* |
| Oligochaeta | 28,5 | 0,08 | 100 | 21,0 | 0,05 | 75 | 16,7 | 0,04 | 57 |
| Hypaniola kowalewskyi | 1,2 | 0,01 | 50 | 7,5 | 0,02 | 50 | — | — | — |
| Hypania invalida | 1,0 | 0,002 | 50 | 0,5 | 0,0005 | 50 | — | — | — |
| Archaeobdella esmonti | 5,5 | 0,17 | 75 | 7,5 | 0,16 | 75 | — | — | — |
| Gammaridae | 39,0 | 1,63 | — | 6,7 | 0,34 | — | 1,4 | 0,08 | — |
| Corophiidae | 3,5 | 0,035 | — | 284,2 | 2,00 | — | 0,5 | 0,0002 | 25 |
| Cumacea | 0,5 | 0,002 | 25 | 7,5 | 0,08 | — | 1,0 | 0,0003 | 25 |
| Chironomidae | 18,5 | 0,12 | 75 | 88,7 | 0,39 | 50 | 16,2 | 0,04 | 75 |
| Adacna plicata | 1,0 | 0,20 | — | 6,7 | 3,14 | — | — | — | — |
| Adacna minima | — | — | — | 0,5 | 0,18 | 25 | — | — | — |
| Adacna laeviuscula | 0,5 | 0,35 | 25 | 3,6 | 1,20 | 25 | — | — | — |
| Monodacna sp. | 23,5 | 24,56 | 75 | 39,2 | 16,55 | 100 | — | — | — |
| Didacna trigonoides | 1,5 | 0,02 | 25 | — | — | — | — | — | — |
| Didacna barbot-de-marnyi | 167,0 | 39,70 | 100 | 25,0 | 22,24 | 100 | — | — | — |
| Didacna protracta | — | — | — | 0,5 | 3,79 | 25 | — | — | — |
| Cardium edule | — | — | — | 38,5 | 15,18 | 75 | 26,2 | 6,89 | 25 |
| Dreissena caspia | 1591,0 | 144,17 | 75 | 108,0 | 13,54 | 50 | — | — | — |
| Dreissena rostriformis | 98,0 | 12,0 | 50 | 497,5 | 53,42 | 50 | — | — | — |
| Mytilaster lineatus | 13,2 | 0,40 | 75 | 68,0 | 0,44 | 50 | 1,0 | 0,01 | 25 |
| Gastropoda | 265,5 | 23,04 | 50 | 4,0 | 0,41 | 50 | — | — | — |
| Всего | 2255,9 | 250,41 | — | 1275,1 | 133,10 | — | 63,1 | 7,07 | — |

Биомасса комплекса в 1935 г. оказывается почти вдвое ниже, чем в 1932 г., причем качественный состав фауны почти не изменяется; Cardidae и мелкие группы остаются примерно на одном уровне, а снижение определяется в основном за счет Dreissena caspia, Micromelania caspia и Clessiniola.

При распределении этих форм небольшими пятнами данные дночерпателя по ним нельзя считать безупречными и, учитывая незначительное число станций, можно усомниться в достоверности понижения биомассы к 1935 г. Такое сомнение навряд ли возникнет относительно уменьшения биомассы к 1937 г., когда биомасса снижается почти в 20 раз по сравнению с 1935 г. и в 30 с лишним раз по сравнению с 1932 г. При этом снижение биомассы испытывают почти все компоненты донного населения и в первую очередь моллюски. Изменяется и качественный состав фауны: выпадает целый ряд видов, встречавшихся ранее в тех же местах часто в большом количестве.

Таким образом, сравнение данных по всем комплексам за 1932, 1935 и 1937 гг. показывает, что с 1932 по 1935 г. существенных изменений в донной фауне Северного Каспия не происходило.

В 1918 г. донное население, по крайней мере на мягких грунтах свала, находилось в таком же состоянии. Зато между 1935 и 1937 гг. биомасса бентоса резко снизилась, причем особенно сильно это сказалось

на комплексе соленолюбивых видов, качественный состав которого заметно изменился за счет выпадения некоторых форм.

Для более детального изучения падения биомассы между 1935 и 1937 гг. можно воспользоваться довольно значительным материалом по 87 совпадающим в 1935 и 1937 гг. станциям. Анализ этого материала по комплексам вполне подтверждает отмеченные закономерности, а равномерное покрытие всего моря совпадающими станциями позволяет подметить некоторые новые моменты.




Рис. 6. Карта изменения биомассы бентоса между 1935 и 1937 гг.
*1* — увеличение биомассы; *2* — уменьшение на 0—50%; *3* — уменьшение на 50—75%; *4* — уменьшение на 75—99%; *5* — уменьшение более чем на 99%

Для каждой из совпадающих станций был вычислен процент уменьшения (или увеличения) биомассы в 1937 г. по сравнению с 1935 г., полученные цифры были нанесены на карту и послужили материалом для проведения изолиний изменения биомассы бентоса за указанный промежуток времени (рис. 6). Нулевая изолиния, разделяющая район с уменьшившейся биомассой и район с увеличившейся биомассой, проходит приблизительно вдоль южной границы свала. Только перед авандельтой Волги зона уменьшения биомассы вдается на север и прорывает зону свала. Изолиния 70% проходит несколько южнее нулевой, а изолиния 99% ограничивает Уральскую бороздину и южную часть комплекса соленолюбивых видов. Из этой карты следует, что наибольшее снижение биомассы бентоса произошло на относительно больших глубинах. На малых глубинах оно отразилось в меньшей степени, а на мелководьях, поскольку можно судить по очень ограниченному материалу, произошло даже незначительное повышение.

Та же закономерность еще ярче выявляется на рис. 7, представляющем зависимость изменения биомассы от глубины, причем по абсциссе нанесены глубины, а по ординате проценты уменьшения или увеличения биомассы по классам глубины. Кривая хода изменения суммарной биомассы по существу отражает изменение биомассы моллюсков, составляющих во всех комплексах не менее 90% суммарной биомассы. Другие группы не дают такой закономерности картины. Так например, ракообразные, процент изменения биомассы которых обозначен на графике пунктиром, показывают резкое снижение на мелководьях, затем на средних глубинах они достигают прежнего уровня, за которым следует падение, и т. д.

Сравнение биомассы отдельных видов за 1935 и 1937 гг. позволяет утверждать, что изменения биомассы разных видов протекали различно. Более чем в 15 раз уменьшилась биомасса Dreissena caspia, Didacna protracta, D. barbot-de-marnyi, Dikerogammarus haemobaphes, Niphar-

goides quadrimanus, N. obesus, Gammarus pauxillus и Corophium robustum; в 10—15 раз — Niphargoides compressus и Pterocuma sowinskyi; в 7—10 раз — Dreissena polymorpha, Adacna plicata, Corophium monodon, C. curvispinum и Schizorhynchus bilamellatus; в 5—7 раз — Monodacna sp., Corophium chelicorne и Pterocuma pectinata; в 2—5 раз — Didacna trigonoides, Niphargoides similis, N. aequimanus, N. abbreviatus, N. crassus, Pandorites podoceroides, P. platycheir, Amathillina cristata, Gmelina pusilla, Archaeobdella esmonti; менее чем в 2 раза — Pterocuma costata, Chironomus salinarius, Hypania invalida, Niphargoides caspius и N. corpulentus. Увеличение биомассы за тот же период времени показывают следующие виды: Adacna minima —

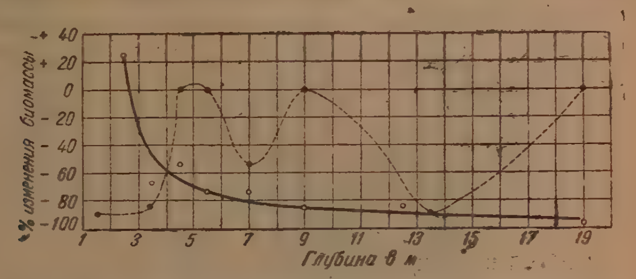



**Рис. 7. Зависимость изменения биомассы бентоса между 1935—1937 гг. от глубины. Сплошная линия — суммарная биомасса, пунктир — биомасса ракообразных**

в 5 раз, A. laeviuscula — в 4 раза, Cardium edule — в 6,5 раза, Mytilaster lineatus — в 3 раза, Axelboeckia spinosa — в 1,5 раза, Gmelinopsis tuberculata — в 2 раза, Corophium nobile и C. mucronatum — менее чем в 1,5 раза, Oligochaeta — почти в 2 раза.

Все изложенное позволяет утверждать, что в многолетней динамике бентоса Северного Каспия за последние четверть века можно отличать три этапа: 1) этап относительно стабильного состояния (1918—1935 гг.), 2) этап резкого падения биомассы (1935—1937 гг.) и 3) этап ее постепенного восстановления (после 1937 г.).

## VI. Возможные причины падения биомассы бентоса Северного Каспия между 1935 и 1937 гг.

Прежде чем переходить к выяснению причин описанного явления, следует подчеркнуть одно чрезвычайно важное обстоятельство: сильное падение биомассы бентоса между 1935—1937 гг. произошло внезапно. В данном случае не имел места процесс постепенно нарастающего угнетения донного населения под влиянием также постепенно ухудшавшихся условий существования.

Сравнение темпов линейного и весового роста, а также соотношения возрастных групп нескольких наиболее пострадавших видов, в частности Didacna barbot-de-marnyi, показывает полное совпадение этих показателей для популяций обоих лет. Между тем постепенное ухудшение условий существования должно было отразиться и на замедлении темпа роста и на уменьшении процента молодых возрастов. Уменьшение или даже исчезновение в равной степени как старых, так и молодых возрастных групп не позволяет привлечь к объяснению этого явления возможные изменения силы и направления течений, определяющих расселение планктических личинок; этому столь обычному в литературе объяснению [16, 2, 8] противоречит наблюдающееся в разбираемом случае уменьшение старших возрастных групп. Далее, приходится исключить и другой учитываемый в литературе фактор — выедание рыбами [3, 21]; основные кормные площади массовых бентосоядных рыб

(воблы [9], леща [14], бычков, осетровых [23]) приходятся на зону свала, где биомасса не уменьшилась (рис. 6), а зоны наибольшего уменьшения биомассы совершенно не являются пастбищами бентосоядных рыб; кроме того оказывается, что биомасса наиболее выедаемых рыбами видов, как например, Adacna minima, A. laeviuscula, Corophiidae (кроме непотребляемого рыбами C. robustum), Gmelina pusilla, Pandorites platycheir, Niphargoides similis и др., или не уменьшилась совсем или уменьшилась в значительно меньшей степени, чем биомасса совершенно не потребляемых рыбами Dreissena caspia, Didacna barbot-demarnyi, D. protracta и др.

Может, наконец, возникнуть вопрос не о выедании взрослых бентических форм, а об истреблении их планктических личинок планктоноядными рыбами в связи с увеличившимся в тот же период количеством последних (в частности килька и пузанок). Однако в этом случае следовало бы ждать уменьшения преимущественно младших возрастов моллюсков, чего в действительности не наблюдается. Кроме того уменьшилась также биомасса видов, лишенных планктических личинок (Malacostraca), а биомасса некоторых моллюсков, имеющих личинки (Cardium, Mytilaster, Adacna), повысилась. Эти же соображения могут быть развиты применительно к возможному предположению о подавлении планктических личинок бурно размножившейся в Каспии в рассматриваемый период диатомовой водорослью Rhizosolenia calcar-avis [6].

Оба других выдвинутых в литературе объяснения изменений биомассы бентоса — суровость зим [18, 20] и наличие эпизоотий [19] — также мало применимы к разбираемым явлениям. Зимы 1935/36 г. и 1936/37 г. особой суровостью не отличались, а об эпизоотиях донных обитателей Каспия никаких данных не имеется.

Причину необычного и быстрого уменьшения биомассы бентоса между 1935 и 1937 гг. приходится, повидимому, искать в каких-нибудь других особенностях режима Северного Каспия, относящихся к 1936 г. Согласно С. В. Бруевичу [6] ясного закономерного изменения солености в пределах Северного Каспия (а также Среднего Каспия) за интересующий нас период времени не наблюдалось. Уральская бороздина была в 1936 г. незначительно осолонена по сравнению с 1934 г., а район распространения соленолюбивого комплекса, наоборот, незначительно опреснен. Эти различия настолько невелики, что полностью укладываются в солевые границы нормального существования пострадавших форм и не могут объяснить их катастрофического вымирания. Существенным отличием гидрохимического режима Северного Каспия в 1935—1936 гг. от предыдущих лет является обогащение его вод биогенными элементами, вызвавшее резкое увеличение биомассы фитопланктона. Таким образом, в отношении пищевого режима обитатели дна Северного Каспия оказались даже в лучших условиях, чем в предшествующие годы.

Однако более внимательный разбор гидрологического режима Северного Каспия в 1936 г. позволяет выявить одну особенность, выделяющую этот год из предыдущих. Судя по неопубликованным данным К. И. Иванова [1], весенний паводок Волги в 1936 г. проходил весьма своеобразно. При сравнительно незначительном общем количестве паводочных вод, он оказался необыкновенно «дружным», в противоположность растянутым во времени обычным паводкам. Паводочные воды Волги сразу хлынули в море и на короткое время вызвали значитель-

---

[1] Пользуюсь случаем поблагодарить К. И. Иванова за разрешение воспользоваться его материалами.

ное, не наблюдавшееся в другие годы опреснение поверхностных слоев Северного Каспия. Карта июньских, т. е. послепаводочных изогалин 1936 г., составленная для поверхностного слоя, иллюстрирует это явление. Изогалина 2‰ отодвинулась к югу до Гурьевского тракта, чего никогда не наблюдалось. Следует предполагать, что при столь значительном опреснении поверхностных слоев в южной части моря должна была установиться резкая вертикальная стратификация сначала по солености, а затем и по кислороду. Весьма обычные в этом районе южные и юго-восточные ветры [7] способствовали распространению опресненных вод по поверхности. Поскольку «в Каспийском море нет пробы грунта, в которой не были бы обнаружены десульфурирующие бактерии, более или менее энергично восстанавливающие сульфаты» [15], можно думать, что потенциальные возможности для возникновения заморной зоны есть везде, и в данном случае комплексы соленолюбивых видов и жестких грунтов попали, вероятно, в необычные для них условия кислородного дефицита придонного слоя, характерные для зоны свала. Однако, в отличие от населения свала, комплексы соленолюбивых видов и жестких грунтов постоянно существовали при избытке кислорода у дна, и резкое ухудшение газового режима могло вызвать их катастрофическое вымирание. Просматривая приведенный выше список видов, биомасса которых изменилась в ту или другую сторону между 1935 и 1937 гг., нетрудно заметить, что в наибольшей степени пострадали оксифильные формы, обитающие на путях сильных течений, на жестких грунтах, в условиях хорошей аэрации. Наоборот, среди увеличивших свою биомассу видов находятся снабженные специальными приспособлениями к жизни в условиях кислородного дефицита придонного слоя Adacna minima, A. laeviuscula, Oligochaeta и развивающиеся в максимальном количестве на свале виды Corophiidae. Возрастание их биомассы вероятно связано с увеличением количества фитопланктона, прямо или косвенно усилившего их кормовую базу.

Весьма интересно, что, наряду с этими эвриоксибионтными формами свала, в списке увеличивших свою биомассу видов значатся два моллюска, относящихся к комплексу соленолюбивых видов, так сильно пострадавшему в рассматриваемый период, а именно — Cardium edule и Mytilaster lineatus. Обе формы являются представителями средиземноморской фауны в Каспии, причем Mytilaster lineatus вселился в Каспий только около 1917—1920 гг., а в Северном Каспии был впервые найден мною в 1932 г. Повышение биомассы Mytilaster lineatus между 1935 и 1937 гг. несомненно является результатом его продолжающегося расселения и победоносного завоевания Каспия [3]. Причину увеличения количества Cardium edule можно видеть в устранении его многочисленных конкурентов. Во всяком случае оба моллюска средиземноморского происхождения оказались более стойкими, чем подавляющее большинство древних каспийских аборигенов, что можно рассматривать в качестве еще одного аргумента в пользу рациональности обогащения каспийской фауны кормовыми беспозвоночными средиземноморского происхождения [12, 13].

Таким образом, резкое снижение биомассы бентоса Северного Каспия между 1935 и 1937 гг. находит удовлетворительное объяснение в возможном кратковременном обеднении кислородом придонного слоя воды вследствие своеобразного хода паводка Волги в 1936 г. Тем не менее нельзя утверждать, что это — единственная причина. Среди снизивших свою биомассу видов имеются и достаточно эвриоксибионтные, как например, Adacna plicata, Corophium nobile и некоторые другие ракообразные. Кроме того, возможно и прямое уничтожающее влияние временного опреснения на отдельных стеногалинных животных.

## VII. Выводы

1. В пределах Северного Каспия намечается пять основных комплексов донного населения: 1) комплекс дельт и авандельт, 2) комплекс мягких грунтов свала, 3) комплекс жестких грунтов, 4) комплекс Уральской бороздины и 5) комплекс соленолюбивых видов.

2. Биомасса бентоса Северного Каспия распределена чрезвычайно неравномерно. Наиболее высокие показатели биомассы приурочены к юго-западной части моря (комплекс соленолюбивых видов), к пространству на юго-восток от дельты р. Урал и к авандельте Волги, наиболее низкие — к свалу и Уральской бороздине. Эта схема от года к году остается постоянной, меняются лишь абсолютные значения показателей биомассы.

3. Основными факторами, определяющими распределение биомассы бентоса в Северном Каспии, являются характер грунта (связанный со специфическим газовым режимом придонного слоя воды и зависящий от системы течений), соленость и пищевой режим.

4. В многолетней динамике бентоса Северного Каспия можно отличать три этапа: 1) этап относительно стабильного состояния (1918—1935 гг.), 2) этап резкого падения биомассы (1935—1937 гг.) и 3) этап постепенного ее восстановления (с 1937 г.). Между 1935 и 1937 гг. биомасса бентоса внезапно уменьшилась в 6—7 раз.

5. В наибольшей степени пострадали южные, осолоненные и глубоководные районы, где биомасса упала на 95—99%. Фауна мягких грунтов не уменьшилась, а количество некоторых ее представителей увеличилось. Биомасса форм средиземноморского происхождения (Cardium edule, Mytilaster lineatus) также возросла.

6. Основной причиной падения биомассы между 1935 и 1937 гг. вероятно является ненормальный ход паводка Волги в 1936 г. Вследствие очень дружного паводка произошло значительное опреснение поверхностных слоев, вызвавшее обеднение кислородом придонного слоя. Неприспособленные к заморным условиям формы оказались обреченными на вымирание.

### Литература

1. Бирштейн Я. А., Бентос Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 3, 1939.—2. Blegvad H., Continued studies on the quantity of fish-food in the sea bottom. Rep. Dan. Biol. Stat., vol. XXXI, 1925. — 3. Boysen-Jensen B., Valuation on the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909—1917, its quantity, variation and animal production, Rep. Dan. Biol. Stat., vol. XXVI, 1919.—4. Боруцкий Е. В., К вопросу о технике количественного учета донной фауны. IV. Методика определения сухого веса фиксированного материала, Тр. Лимнол. ст. в Косине, 19. 1935.—5. Броцкая В. А. и Неценгевич М. Р., Распространение Mytilaster lineatus в Каспийском море, Зоологический журнал, т. XX, вып. 1, 1941.— 6. Бруевич С. В., Динамика химического состава Каспийского моря в период падения его уровня (1933—1937), Изв. Гос. географич. об-ва, № 6, 1939.—7. Горский Н. Н., Течения Северного Каспия, Сталинград, 1936. — 8. Hagmeier A., Eine Fluktuation von Mactra (Spisula) subtruncata da Costa an der Ostfriesischen Küste, Ber. Wiss. Meeresforsch., N. F., Bd. 5, 1930. — 9. Желтенкова М. В., Питание воблы Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 1, 1938. — 10. Зенкевич Л. А., Успехи изучения морской фауны СССР за 20 лет, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 5, 1937. — 11. Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А., Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря, Уч. зап. МГУ, вып. XIII, 1937. — 12. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., О возможных мероприятиях по повышению производительных свойств Каспия и Арала, Рыбное хозяйство СССР, № 3, 1934.—13. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 3, 1937. — 14. Комарова И. В. Питание леща Северного Каспия, Диссертация, 1940. — 15. Малиянц А. А., Микробиологическое исследование грунта Каспийского моря, Тр. Азерб. нефт. института, вып. XVIII, 1933. — 16. Мордухай-Болтовской Ф. Д., О годовых изменениях в бентосе Таганрогского залива, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 6, 1939.—17. Remane A., Die Brackwasserfauna, Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., Zool. Anz., 7, Suppl., 1934. — 18. Seger-

sträle S., Studien über Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. III. Zur Morphologie und Biologie des Amphipoden Pontoporeia affinis, nebst einer Revision der Pontoporeia Systematik, Soc. Scient. Fenn., Comm. Biol., vol. VII, 1937. — 19. Segersträle S., Studien. IV. Bestandesschwankungen beim Amphipoden Corophium volutator, Acta Soc. Fauna Flora Fennica, vol. LX, 1937. — 20. Stephen A. C., Notes on the biology of some lamellibranchs in the Glyde Area, Journ. Mar. Biol. Assoc., vol. XVIII, 1932.— 21. Thamdrup H. M., Beiträge zur Oekologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage, Medd. Skalling Laborat., vol. II, 1935.—22. Чугунов Н. Л., Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты Волги, Тр. Астрах. ихтиолог. лаб., т. V, вып. I, 1923.— 23. Шорыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 1, 1939.

---

## ANNUAL VARIATIONS IN THE BENTHOS OF THE NORTHERN PART OF THE CASPIAN SEA

**J. A. BIRSTEIN**

**Chair of Zoology of invertebrates of the Moscow State University and All-Union Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography**

### Summary

1. Within the limits of the Northern part of the Caspian sea five main complexes of sea-bottom fauna may be differentiated: 1) the complex of the deltas and fore-deltas, 2) the complex of the soft grounds of the slope, 3) the complex of the hard grounds, 4) the complex of the Ural furrow, and 5) the complex of the halophile species.

2. The biomass of the Northern Caspian benthos is distributed extremely unevenly. The highest indices of the biomass are encountered in the South-Western part of the sea (complex of halophile species), in the area lying South-East of the Ural River delta and in the fore-delta of the Volga, the lowest — in the area of the slope and of the Ural River furrow. This schematic distribution remains constant from one year to the next, only the absolute values of the indices of the biomass vary.

3. The main factors, determining the distribution of the biomass of the benthos in the Northern part of the Caspian Sea, are the character of the ground (which is bound with a specific gas regime of the bottom water layer and depends on the system of races and undersets), salt concentration and food regime.

4. In the dynamics of the benthos of the Northern Caspian, as observed for the course of many years, three stages may be discerned: 1) the stage of its relatively stable condition (1918—1935), 2) the stage of an abrupt fall in the amount of the biomass (1935—1937) and 3) the stage of its gradual restoration (from 1937 onwards). Between 1933 and 1937 the biomass of the benthos suddenly sunk to one sixth — one seventh of its earlier amount.

5. The areas, which suffered the most, were the salinized and deep-sea areas in the South, where the biomass sunk to 1—5 p. c. of its former value. The fauna of the soft grounds remained undiminished and the numbers of some of its representatives even increased. The biomass of the forms of Mediterranean origin (Cardium edule, Mytilaster lineatus) showed also an increase.

6. The main cause of the diminution of the biomass between 1935 and 1937 was probably the abnormal course of the Volga inundation in 1936. A considerable freshening of the surface waters leading to a great loss of oxygen by the bottom waters, took place as the result of a great and simultaneous inundation. The forms which could not adopt themselves to these conditions were bound to die off.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# ИЗМЕНЕНИЯ КОЛИЧЕСТВА И СОСТАВА БЕНТОСА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ В 1935—1940 гг.

А. А. ШОРЫГИН

Лаборатория гидробиологии ВНИРО

В течение последнего десятилетия в Каспийском море наблюдалось необычайно быстрое и сильное падение уровня. В 1929 г. уровень Каспия почти точно соответствовал среднему вековому стоянию уровня. В 1940 г., т. е. всего через 11 лет, он упал на 1 м 80 см. Совершенно очевидно, что такое быстрое и сильное падение не могло не сказаться весьма существенно на гидрологии водоема и на биологии его обитателей.

Особенно сильным это влияние должно было быть в северной, мелководной части моря. Средняя глубина Северного Каспия при среднем стоянии уровня равнялась приблизительно 6 м, и для него падение уровня на 1,80 м составляет уже весьма существенную величину. Не удивительно, что гидрология именно этой части Каспия, по крайней мере в отдельных своих частях, претерпела весьма сильные изменения. Чрезвычайно интересной представляется поэтому попытка, хотя бы в самых общих чертах, сопоставить наиболее существенные из этих изменений с теми сдвигами, которые произошли за это же время в отдельных биологических группах водных организмов. Это сопоставление тем более интересно, что до сих пор в пределах больших морских водоемов мы не имели возможности наблюдать столь сильные и, главное, столь быстрые изменения гидрологии.

В настоящей статье мы пытаемся проследить в общей форме те изменения, которые претерпели за последние годы биомасса и состав бентоса Северного Каспия, и сопоставить их с наиболее существенными сдвигами в гидрологии этой части водоема.

Первые этапы этих сдвигов были уже прослежены Бирштейном [4]. В распоряжении этого автора были, однако, только материалы по изменению количества и состава бентоса до 1937 г. включительно и не было еще вполне обработанных данных по изменению гидрологии Северного Каспия. Это затруднило выделение ведущих причин и позволило автору притти только к ряду остроумных предположений, которые, как мы увидим, в значительной степени подтвердились для начального этапа указанных изменений, но не дали ключа к пониманию происшедшего в последующие годы.

Количественное изучение бентоса Северного Каспия ведется, если не считать старых работ Волго-Каспийской станции, с 1932 г. Наибольшие работы были проведены в 1935 г., когда в течение трех сезонов (весны, лета, осени) было сделано три съемки, приблизительно по 150 станций в каждой (весной 138 станций). В конце лета и осенью 1937 г. было сделано 107 станций, весной и в начале лета 1938 г.— 151 станция и весной 1940 г.— 98 станций.

Материалы, собранные до 1937 г., были обработаны и частично опубликованы Бирштейном, материалы 1940 г. были собраны и обрабо-

таны Саенковой. Обширные материалы, собранные за этот же период Гурьевской станцией в восточной части Северного Каспия, были обработаны Саенковой. Кроме того были произведены сборы бентоса и в 1939 г.; в очень интересной работе Саенковой [15], сделанной на их основе, к сожалению нет некоторых данных, необходимых для сопоставления с другими годами (средней биомассы бентоса и отдельных его компонентов), но зато содержатся интереснейшие карты распространения в 1939 г. ряда донных организмов.

В течение всех этих лет работы охватывали почти все пространство Северного Каспия, но, к сожалению, отдельные его части в течение разных лет изучались с разной степенью полноты. Так, в 1938 г. было сделано большее, чем в другие годы, число станций в авандельте Волги. В 1938—1940 гг. слабее, чем в 1935—1937 гг., была охвачена исследованиями глубоководная часть Северного Каспия, прилегающая к Среднему Каспию. Несколько различной была и техника обработки материала. Так Саенкова ввела более мелкие сита при промывке и улучшила таким образом учет мелких организмов. Обработка материалов в 1938 г. в смысле учета мелких организмов была, наоборот, повидимому менее доброкачественной, чем в другие годы. Указанные недостатки в смысле однородности сбора и обработки материала несомненно повлияют на точность выводов, полученных нами при сравнении данных разных лет, но они все же настолько незначительны, что не могут затемнить тех сильных сдвигов и ясных зависимостей, которые при этом обнаруживаются.

Как видно из перечня материала, сборы в течение наибольшего числа лет были произведены весной и в начале лета. Из этого ряда выпадает только 1937 г. Мы приводим сравнение поэтому в основном именно за весну и начало лета. Таким образом, мы избегаем мешающего влияния сезонных изменений, которые, как показали Бирштейн и Шорыгин, могут быть весьма значительными. Исключение приходится делать только для 1937 г.

В табл. 1 приведены данные о среднем составе бентоса в 1935, 1937, 1938 и 1940 гг. и спектры бентоса (процентный состав) за те же годы.

За исследованный период бентос Северного Каспия пережил необычайно сильное падение. Наиболее интенсивным это падение было, повидимому, в 1936 г., максимума же своего оно достигло в 1938 г., когда биомасса бентоса оказалась равной всего 12% от таковой 1935 г. Таким образом, всего за 3 года количество бентоса в Северном Каспии уменьшилось в 8 раз.

Наиболее сильно при этом сократилась биомасса моллюсков. Биомасса ракообразных сократилась уже несколько слабее, и слабее всего упала биомасса инфауны (червей и личинок хирономид). Единственными организмами, количество которых в 1937 г. не только не уменьшилось по сравнению с 1935 г., но, наоборот, даже увеличилось и притом очень сильно (примерно в 3 раза), были моллюски (Cardium edule и Mytilaster lineatus). Количество первого из этих видов и в 1938 г. продолжало оставаться выше, чем в 1935 г. Что же касается M. lineatus, то район его обитания в Северном Каспии начиная с 1938 г. почти не облавливался и исследованиями были охвачены только крайние границы его распространения. Можно думать, что именно этим и объясняются малые величины, приводимые для его биомассы в 1938 и 1940 гг.

Начиная с 1939 г. количество бентоса начинает восстанавливаться; весной 1940 г. оно составило уже свыше трети того количества, которое наблюдалось весной 1935 г. Биомасса некоторых организмов при этом уже достигла размеров биомассы 1935 г. (Cumacea), а биомасса

Таблица 1

**Изменения в количестве и составе бентоса Северного Каспия с 1935 по 1940 г.**
**(1935, 1938, 1940 гг. — весна, 1937 г. — осень)**

| | Биомасса бентоса в г/м² | | | | Состав бентоса в % | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1935 г. | 1937 г. | 1938 г. | 1940 г. | 1935 г. | 1937 г. | 1938 г. | 1940 г. |
| Cumacea | 0,49 | 0,022 | 0,084 | 0,504 | 1,2 | 0,3 | 1,3 | 3,3 |
| Gammaridae | 1,21 | 0,167 | 0,262 | 0,658 | 2,9 | 2,0 | 5,5 | 4,3 |
| Corophiidae | 0,91 | 0,189 | 0,044 | 0,201 | 2,2 | 2,3 | 0,9 | 1,3 |
| Mysidae | 0,02 | 0,003 | 0,041 | — | 0,1 | 0,04 | 0,9 | — |
| Decapoda | 0,24 | — | — | — | 0,6 | — | — | — |
| Ostracoda | — | — | — | — | — | — | 0,4 | — |
| Crustacea | 2,87 | 0,381 | 0,428 | 1,363 | 7,0 | 4,64 | 9,0 | 8,9 |
| Adacna | 4,49 | 1,222 | 0,940 | 0,453 | 11,0 | 14,7 | 20,0 | 3,0 |
| Didacna | 12,94 | 1,307 | 0,296 | 3,659 | 31,8 | 15,7 | 6,1 | 24,0 |
| Monodacna | 6,70 | 0,721 | 0,495 | 0,984 | 16,7 | 8,7 | 10,0 | 6,5 |
| Cardium | 0,95 | 2,578 | 1,260 | 4,395 | 2,5 | 31,0 | 26,3 | 29,0 |
| Dreissena | 10,27 | 0,611 | 0,814 | 0,700 | 25,2 | 7,4 | 17,2 | 5,0 |
| Mytilaster | 0,34 | 1,124 | 0,175 | 0,0003 | 0,8 | 13,5 | 3,7 | — |
| Gastropoda | 0,19 | 0,034 | 0,014 | 0,0005 | 0,4 | 0,4 | 0,03 | — |
| Mollusca | 35,88 | 7,597 | 3,994 | 10,192 | 88,4 | 91,4 | 83,6 | 67,5 |
| Oligochaeta | 0,31 | 0,253 | 0,147 | 2,019 | 0,7 | 3,0 | 3,1 | 13,5 |
| Polychaeta | 0,11 | 0,013 | 0,009 | 1,074 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 7,1 |
| Hirudinea | 0,40 | 0,015 | 0,034 | 0,073 | 0,9 | 0,2 | 0,7 | 0,5 |
| Vermes | 0,82 | 0,281 | 0,190 | 3,166 | 1,8 | 3,4 | 4,0 | 21,1 |
| Chironomidae | 0,99 | 0,054 | 0,165 | 0,387 | 2,5 | 0,6 | 3,5 | 2,5 |
| Всего | 40,71 | 8,313 | 4,777 | 15,11 | — | — | — | — |

некоторых других даже значительно превысила ее. Так, количество C. edule к весне 1940 г. увеличилось по сравнению с 1935 г. больше чем в 4,5 раза, а его относительное значение возросло за это же время больше чем в 10 раз (с 2,5 до 26,3%) [1]. Очень сильно к 1940 г. возросло количество и значение инфауны, особенно червей (с 0,8 до 3,2 г/м² и с 2 до 21%). Это явление только частично может быть объяснено введением мелких сит и лучшим выбиранием. Действительно, в таком случае наиболее сильно должно было возрасти количество мелких форм, т. е. олигохет, и слабее форм более крупных — полихет. Между тем на самом деле количество именно этих последних возросло наиболее сильно (почти в 10 раз), примерно в полтора раза сильнее, чем количество олигохет. Таким образом, количество и той и другой группы по сравнению с 1935 г. несомненно в какой-то мере возросло. Это тем более очевидно, что значение инфауны непрерывно возрастает уже с 1937 г. (3,4% в 1935 г., 4% в 1937 г., 7,5% в 1938 г. и 21,1% в 1940 г.).

Очень сильно изменялось за эти годы и распределение в пространстве. Весной 1935 г. (рис. 1) наибольшие биомассы наблюдались в восточной части предустьевого пространства Волги, к юго-западу от

[1] В среднем за 1940 г. количество C. edule составило, по Спасскому, даже 15,77 г/м² — 64% всего бентоса.

Урала, и в юго-западной части Северного Каспия, против входа в Средний Каспий.

В 1940 г. (рис. 2) наибольшее количество бентоса было обнаружено уже в западной части предустьевого пространства Волги, в Уральском районе, но южнее и западнее, чем в 1935 г., и в самой юго-восточной оконечности Северного Каспия, бывшей до этого, пожалуй, самой бедной его частью. На рис. 3 (взятом у Бирштейна) и рис. 4 представлены те изменения, которые произошли в распределении биомассы бентоса в 1937 и 1940 гг. по сравнению с 1935 г. (в процентах от биомассы 1935 г.). Мы видим, что в 1937 г. (рис. 3) громадному обеднению подверглась вся южная и юго-восточная часть Северного Каспия. Наиболее сильно это обеднение сказалось при этом в самой юго-западной его части и в области Уральской бороздины до Кулалов на западе. На этих обширных площадях остался только примерно 1% того количества бентоса, которое наблюдалось в 1935 г. В северной и северо-западной части Северного Каспия, наоборот, наблюдалось даже увеличение количества бентоса по сравнению с 1935 г. Наибольшую площадь это обогащение захватило в районе между Волгой и Уралом и меньшую перед устьем Урала и около Аграханского залива.

К весне 1940 г. (рис. 4) площади обеднения сильно продвинулись на север и почти слились в одну общую полосу, тянущуюся вдоль средней оси всего Северного Каспия. Район обогащения, наблюдавшийся в 1937 г. между Волгой и Уралом, почти совершенно исчез и сохранился только в виде отдельных небольших пятен. В восточной же части предустьевого пространства Волги также произошло резкое уменьшение количества бентоса.

Весной 1940 г. обозначились зато два района обогащения бентоса, лежащих в двух диаметрально противоположных частях Северного Каспия. Один из них находится в западной части предустьевого пространства Волги и тянется дальше на юго-запад до Аграханского залива; другой же, еще больший по площади,— в юго-восточной части Северного Каспия. Этот последний район обогащения тянется на восток до того перешейка, который отделил к 1940 г. Мертвый Култук и Кайдак от остального Каспия.

Мы видим, таким образом, что очень сильно изменились не только количество бентоса и его состав, но и его распределение в пространстве. Каковы же причины всего этого? На первый взгляд наиболее вероятным предположением, касающимся причин общего падения биомассы бентоса, является предположение о сильном его выедании рыбами. Действительно, как нам удалось показать в другом месте [19], к концу 1935 г. в пределах Северного Каспия установились чрезвычайно напряженные пищевые взаимоотношения между бентофагами. Объяснялось это в основном тем, что до этого Северный Каспий пережил довольно длительный период, когда количество почти всех бентофагов в его пределах было очень велико. Высказанное предположение подтверждается еще и тем, что наиболее сильно в 1937 г. упало количество таких излюбленных рыбами пищевых организмов, как Cumacea (лещ) и Dreissena polymorpha (вобла). И тем не менее это предположение приходится с самого начала отбросить.

Действительно, как показывает уже рис. 3, падение биомассы бентоса в 1937 г. носило ясно выраженный зональный характер. Еще яснее это видно из цифрового сопоставления биомассы бентоса по глубинам (табл. 2). Наименьшее падение бентоса в 1937 г. по сравнению с 1935 г. было отмечено на малых глубинах — до 3—4 м. При этом в северо-западной части мелководья, как видно из рис. 3, количество бентоса даже увеличилось. Между тем именно здесь лежат пастбища всех основных промысловых бентофагов [19]. Наиболее же сильно ко-

личество бентоса сократилось на больших глубинах, где находится только часть пастбищ осетровых и бычков. Это падение имело, таким образом, в смысле своей зональности тенденцию как раз обратную той, которую оно должно было бы иметь, если бы оно было вызвано в основном выеданием бентоса рыбами. Указанная зональность не изгла-

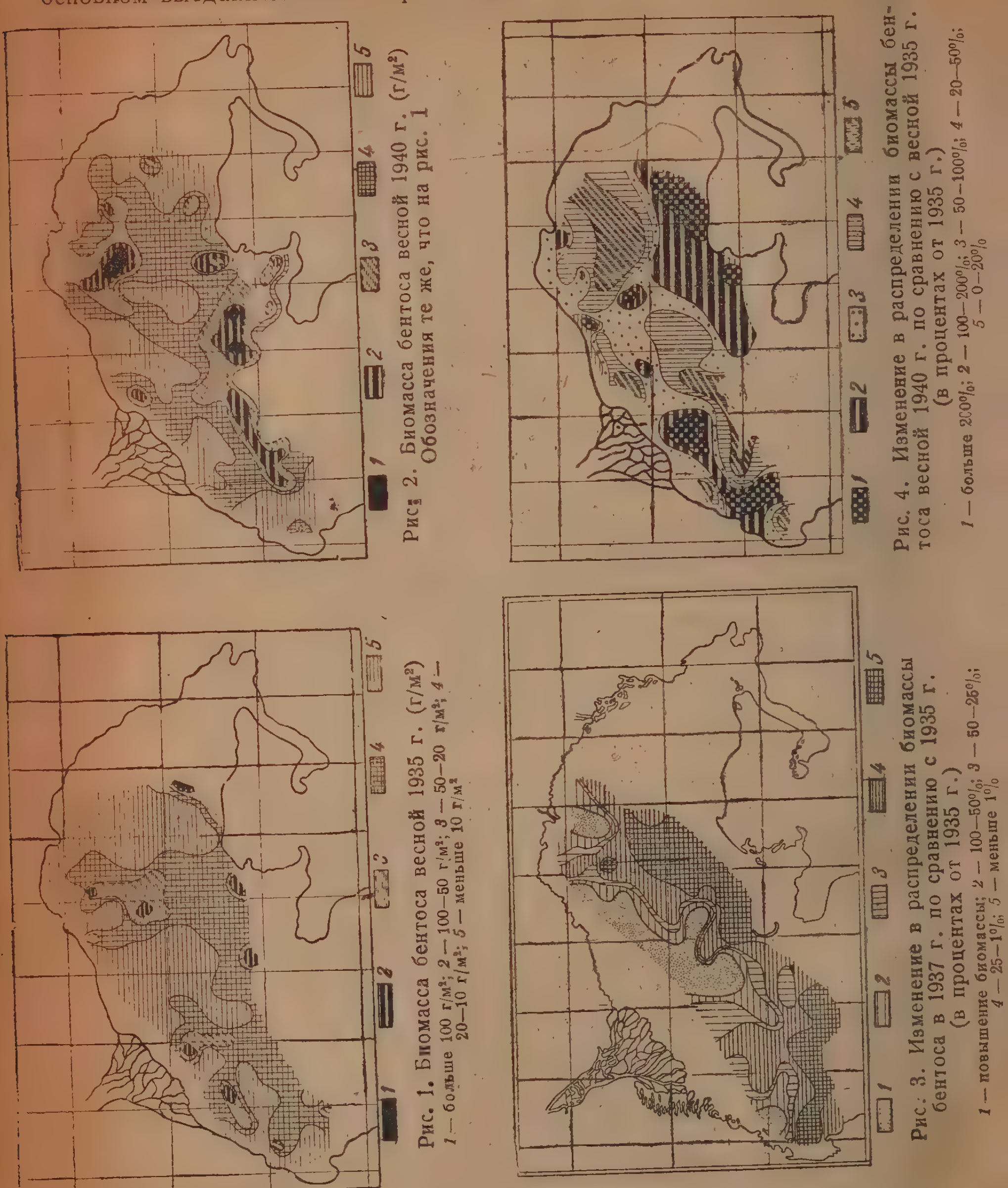


Рис. 1. Биомасса бентоса весной 1935 г. (г/м²)
1 — больше 100 г/м²; 2 — 100—50 г/м²; 3 — 50—20 г/м²; 4 — 20—10 г/м²; 5 — меньше 10 г/м²

Рис. 2. Биомасса бентоса весной 1940 г. (г/м²)
Обозначения те же, что на рис. 1

Рис. 3. Изменение в распределении биомассы бентоса в 1937 г. по сравнению с 1935 г. (в процентах от 1935 г.)
1 — повышение биомассы; 2 — 100—50%; 3 — 50—25%; 4 — 25—1%; 5 — меньше 1%

Рис. 4. Изменение в распределении биомассы бентоса весной 1940 г. по сравнению с весной 1935 г. (в процентах от 1935 г.)
1 — больше 200%; 2 — 100—200%; 3 — 50—100%; 4 — 20—50%; 5 — 0—20%

дилась полностью и до 1940 г., когда наиболее обедненными оставались попрежнему наибольшие глубины.

Выедание не могло, таким образом, служить по крайней мере основной причиной падения количества бентоса. Эту причину приходится искать в каком-нибудь другом направлении. Руководящую нить в этом отношении нам дает тот факт, что, как уже говорилось и как было от-

мечено Бирштейном, единственными организмами, которые в 1937 г. не только не уменьшились в количестве, но даже увеличились, были C. edule и M. lineatus, т. е. как раз одни из наиболее соленолюбивых видов Северного Каспия.

Таблица 2

**Изменение биомассы бентоса на разных глубинах по сравнению с 1935 г. (в %)**

| Глубина (в м) | 1937 г. | 1940 г. |
|---|---|---|
| 1—1,9 | 50 | 134 |
| 2—2,9 | 49 | 54 |
| 3—3,9 | 46 | 44 |
| 4—4,9 | 36 | 130 |
| 5—6,9 | 16 | 67 |
| 7—12,0 | 3 | 27 |

Действительно, изучая распределение биомассы моллюсков в Северном Каспии по различным соленостям, мы получили следующую картину (табл. 3).

По их отношению к солености мы можем разбить северо-каспийских моллюсков на три группы: 1) группу видов, приуроченных к наименьшим соленостям, в которую входят все три вида Adacna и Dr. polymorpha, обладающие в пределах Северного Каспия средними соленостями существования от 3,68 до 6,18‰; 2) группу видов, приуроченных в наибольшей степени к средним (с точки зрения Северного Каспия) соленостям,— Did. trigonoides и оба вида Monodacna — средние солености от 8,5 до 10,5‰; 3) группу, приуроченную к наивысшим встречающимся в Северном Каспии соленостям (если не считать Мертвого Култука и Кайдака),— D. barbot-de-marnyi, Dr. caspia, M. lineatus и C. edule — средние солености существования от 11 до 12‰. Первые две группы обособлены совершенно ясно. Граница между второй и третьей группами выражена менее резко.

Таблица 3

**Распределение биомассы моллюсков Северного Каспия по соленостям в 1935 г. (в г/м²)**

| | Соленость (в ‰) до: | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 14 | M ‰ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I комплекс | Dr. polymorpha | 34,96 | 0,31 | 4,02 | 7,59 | 6,12 | 4,61 | 0,88 | 3,86 |
| | Ad. minima | 0,52 | 0,41 | 0,12 | 0,21 | 0,08 | 0,11 | 0,16 | 4,88 |
| | Ad. plicata | 1,06 | 0,96 | 3,50 | 1,75 | 0,47 | 0,80 | — | 5,48 |
| | Ad. laviuscula | 0,53 | 1,66 | 1,08 | 0,80 | 0,33 | 0,61 | 0,70 | 6,18 |
| II комплекс | Mon. edentula | 0,93 | 0,62 | 4,51 | 2,33 | 1,55 | 4,63 | 4,24 | 8,58 |
| | Did. trigonoides | — | 0,14 | 3,39 | 4,19 | 8,37 | 13,70 | 1,38 | 8,98 |
| | Mon. caspia | 0,36 | 1,33 | 1,30 | 0,74 | 1,46 | 1,34 | 9,30 | 10,40 |
| III комплекс | Myt. lineatus | — | — | — | 0,09 | 0,45 | 6,93 | 1,62 | 11,22 |
| | Did. barbot-de-marnyi | — | — | 2,66 | 3,17 | 2,96 | 13,65 | 23,63 | 11,28 |
| | Dr. caspia | — | — | 0,33 | 1,46 | 1,27 | 7,33 | 16,80 | 11,86 |
| | Car. edule | — | — | 0,36 | 0,46 | 0,62 | 2,65 | 9,63 | 12,02 |

Если мы проследим судьбу этих трех групп, то окажется, что биомасса видов, принадлежащих к первой, наименее соленолюбивой группе, все время падает (14,8 г/м² в 1935 г., 1,83 г/м² в 1937 г., 1,75 г/м² в 1938 г. и 1,15 г/м² в 1940 г.). Падает и значение этой группы в бентосе: в 1935 г. она составляла 36% всего бентоса, а в 1940 г. уже только 8%. Значение наиболее соленолюбивой группы, наоборот, возрастает с 15% в 1935 г. до 30% в 1939, 1940 гг. Естественной является поэтому мысль, что основной причиной изменения состава бентоса, а может быть и колебаний общей его численности, является изменение солености Северного Каспия в сторону ее увеличения (Карпевич [20]). И действительно, как показывают карты, составленные Ледневым (рис. 5 и 6), как по своим материалам [12], так и по материалам Чеса-

лина [17 и 18] и Горского [7], в Северном Каспии за последние годы произошло весьма сильное осолонение значительной его части. Рис. 5 показывает, что к августу 1940 г. неосолоненной, по сравнению с августом 1936 г., осталась только северо-западная часть Северного Каспия.

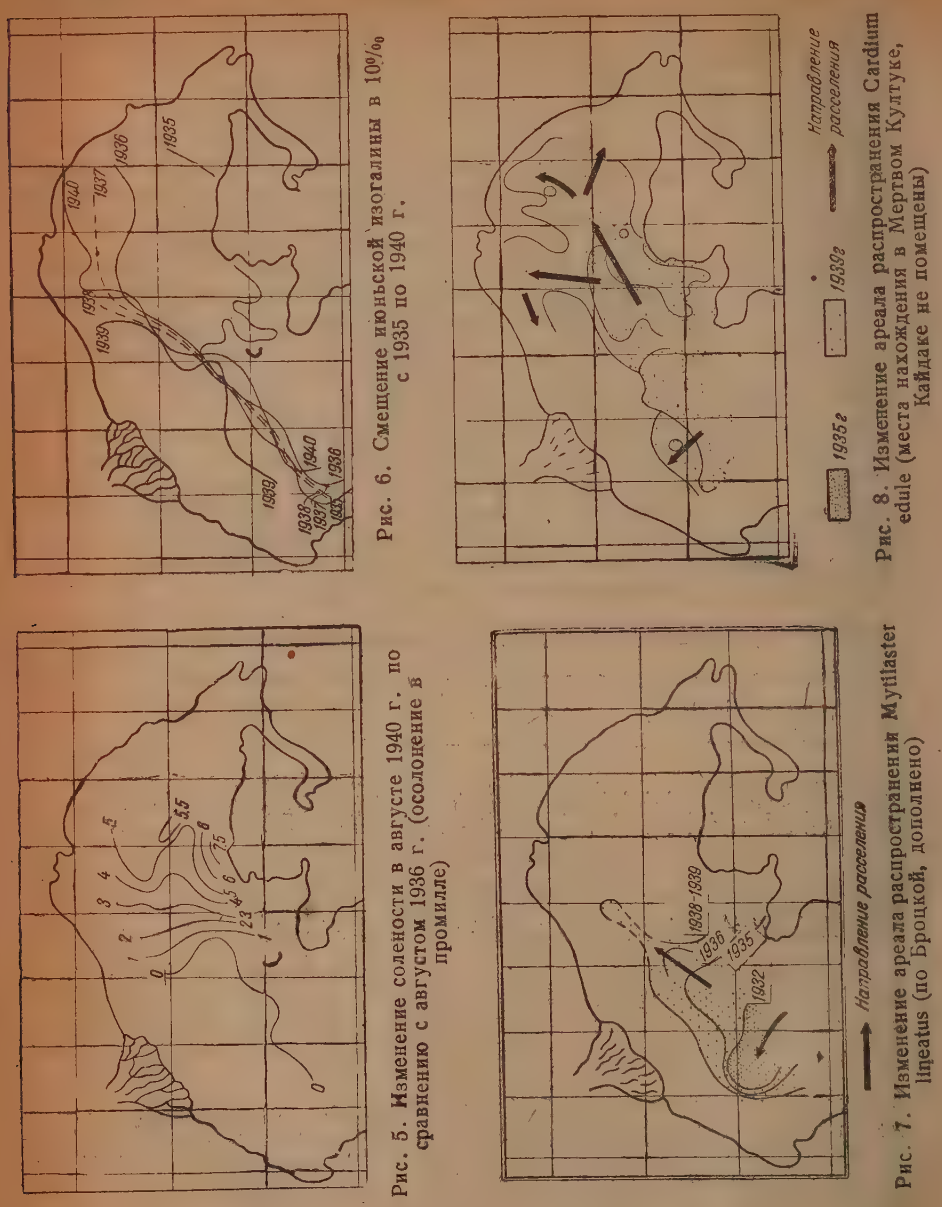



Рис. 6. Смещение июньской изогалины в 10‰ с 1935 по 1940 г.

Рис. 8. Изменение ареала распространения Cardium edule (места нахождения в Мертвом Култуке, Кайдаке не помещены)

Рис. 5. Изменение солености в августе 1940 г. по сравнению с августом 1936 г. (осолонение в промилле)

Рис. 7. Изменение ареала распространения Mytilaster lineatus (по Броцкой, дополнено)

Весь же остальной Северный Каспий осолонился. Восточная его часть осолонилась даже весьма значительно — на 3,5‰ и местами даже на 7‰.

Положение июньской изогалины с 1935 по 1940 г. (рис. 6) не только дает ту же картину быстрого и сильного осолонения восточной части Северного Каспия, но позволяет судить также и о темпе этого осолонения. Наиболее быстро оно шло в 1936 г., т. е. как раз тогда,

когда произошли те громадные сдвиги в количестве и составе бентоса, о которых мы уже говорили. В 1940 г. мы, по сравнению с 1939 г., дальнейшего осолонения отметить уже не можем.

Еще яснее влияние осолонения сказалось на изменении ареалов обитания отдельных видов. Если мы начнем с соленолюбивых видов и притом с тех из них, которые в 1937 г. не только не уменьшились, но даже увеличились в количестве, т. е. с C. edule и M. lineatus, то увидим, что за разбираемый нами срок не только увеличилось их количество, но и чрезвычайно расширились ареалы их обитания (рис. 7 и 8). M. lineatus (рис. 7 — по Броцкой, дополнено) проник в Северный Каспий в начале 30-х годов, поднимаясь на север вдоль восточного берега Среднего Каспия. Затем, в своем продвижении он завернул на северо-запад и запад, следуя течению большей части среднекаспийской воды, входящей в Северный Каспий. Начиная с этого времени M. lineatus кроме того успел проникнуть и далеко на северо-восток, следуя тому

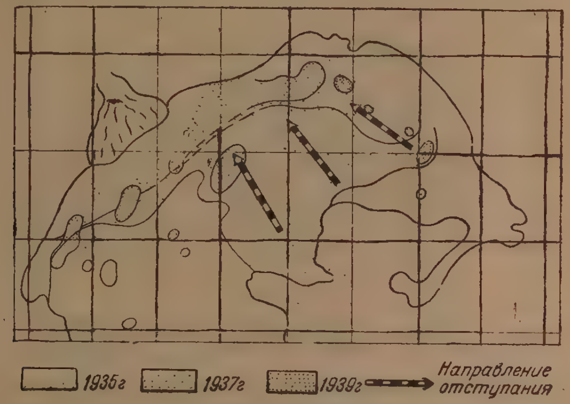



**Рис. 9. Изменение ареала распространения Dreissena polymorpha**

придонному компенсационному течению, которое впервые было отмечено Зайцевым [10] и затем подтверждено Ледневым [12]. Еще сильнее и притом преимущественно также на северо-восток расширился ареал распространения C. edule (рис. 8). При этом наметились два направления этого продвижения; одно на восток-северо-восток, в направлении на Прорву и на Эмбу, и второе на север, к западу от Урала и затем на запад вдоль северного берега Каспия. Изменились не только границы распространения, но и места максимальных концентраций этого вида. В 1935 г. они лежали в западной части Северного Каспия, в 1940 г. — уже в восточной. Интересно, что оба вида в направлении максимального продвижения продвигались с одинаковой скоростью, а именно со скоростью около 35 км в год.

Что касается видов, приуроченных в своем распространении к малым соленостям, то не только резко упала их биомасса, но очень сильно сократились и ареалы их распространения. Типичными в этом отношении являются те изменения, которые претерпел ареал распространения Dr. polymorpha (рис. 9). За один 1936 г. он в пределах Северного Каспия сократился больше чем вдвое. В 1935 г. Dr. polymorpha занимала значительно больше половины всей площади Северного Каспия и составляла по весу четверть его бентоса. Весной же 1940 г. она была найдена уже только отдельными пятнами вдоль северного и северо-западного берега и составляла всего одну двадцатую часть бентоса. Отступание границ ареала распространения этого вида шло, таким образом, преимущественно в северном и северо-западном (в восточной

части) направлении. Это отступание не носило, однако, подобно наступанию соленолюбивых видов, более или менее равномерного из года в год характера. В течение одного 1936 г. южная граница распространения Dr. polymorpha отодвинулась на север на 100—150 км. В последующие же годы она передвигалась, наоборот, очень медленно.

Ареалы распространения видов, приуроченных к средним соленостям, изменились также очень сильно. Ареал распространения D. trigonoides с 1935 по 1937 (рис. 10) сократился раза в четыре. Вся западная, южная и центральная его части исчезли, и он приобрел вид отдельных изолированных пятен. Основная масса D. trigonoides сконцентрировалась в 1937 г. в двух пятнах: одном, меньшем, расположенном между устьем Волги и Мангишлаком, и втором, более крупном, в районе Эмбы. Первое из этих пятен осталось с тех пор и до 1939 г.

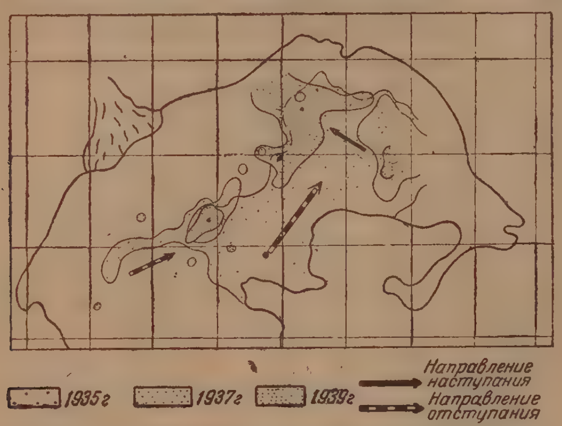



Рис. 10. Изменение ареала распространения Didacna trigonoides

почти неизменным в своем положении и мощности; восточное же пятно затем почти исчезло. Зато в 1939 г. возникло новое мощное пятно D. trigonoides к югу-западу от устья Урала. Здесь границы распространения этого вида к 1939 г. даже вышли на запад за пределы его распространения в 1935 г. Мы можем, таким образом, говорить не только об очень сильном отступании этого вида с 1935 по 1937 г. в северо-восточном направлении, но и о последующем (после 1937 г.) наступлении его в восточной части Северного Каспия в северо-западном направлении. Изменения границ ареала распространения D. trigonoides носят, таким образом, более сложный характер, нежели у видов, приуроченных к малым соленостям, с одной стороны, и к большим соленостям, с другой стороны. Но, главное, они носят характер промежуточный по сравнению с изменениями границ распространения обеих этих групп, что вполне соответствует приуроченности распространения D. trigonoides к средним соленостям Северного Каспия.

Если в свете всех этих фактов мы вернемся к тем изменениям, которые произошли в общем распределении биомассы бентоса (рис. 4), то совершенно очевидно, что обогащение ее на значительной площади ю.-в. части Северного Каспия и в отдельных местах между Волгой и Уралом объясняется проникновением туда соленолюбивых видов (C. edule).

Что же касается увеличения биомассы бентоса в западной части предустьевого пространства Волги и дальше на юго-запад, то можно думать, что это обогащение произошло за счет смещения основных мест распространения видов, приуроченных к малым соленостям, на запад и на юго-запад. Причины, которые могли вызвать такое смещение,

ясны. Западная и восточная часть Северного Каспия разделены мелководьем, тянущимся от восточной части предустьевого пространства Волги по направлению на Качак. Падение уровня вызвало уменьшение площади этого сечения примерно на 44%. Результатом этого было: 1) усиление собственной циркуляции воды в пределах восточной половины Северного Каспия, уменьшение притока в нее как среднекаспийской, так и волжской воды, увеличение автономности этой части и, в виде дальнейшего результата, быстрое ее осолонение; 2) усиление стока среднекаспийской воды сначала на северо-запад, а затем на юго-запад по направлению к западному берегу. Это же должно было вызвать усиленный подсос волжских вод к западному берегу и возможно даже некоторое опреснение района, прилежащего к Аграханскому заливу.

Те изменения состава бентоса, которые произошли в Северном Каспии в течение последних лет, и те изменения ареалов распространения отдельных видов, которые там наблюдались, сводятся, таким образом, с одной стороны, к уменьшению относительного значения видов, приуроченных к малым соленостям, и сужению ареалов их распространения и, с другой стороны, к сильному расширению ареалов распространения и увеличению биомассы некоторых соленолюбивых видов. Все это и во времени и в пространстве прекрасно увязывается с изменением солевого режима Северного Каспия. Можно, таким образом, думать, что именно эти изменения солености и явились если не единственной, то во всяком случае основной причиной всех этих биологических сдвигов. Что же касается изменения общего количества бентоса, то тут дело обстоит несколько сложнее. Падение биомассы бентоса в восточной части Северного Каспия еще можно было бы объяснить воздействием солености. Действительно, мы видели, что границы ареалов распространения видов, приуроченных к малым и даже средним соленостям, сужались значительно скорее (100—150 км в течение 1936 г.), нежели расширялись границы ареалов распространения соленолюбивых форм (35 км в год). Кроме того, эти последние, заселив новые пространства, безусловно не могли сразу развиться в их пределах в максимальных доступных для них количествах. В результате и могла образоваться та область сильного снижения общей биомассы бентоса, которая занимает северо-восточную часть Северного Каспия.

Это объяснение, вполне правдоподобное для восточной части, совершенно не подходит, однако, для западной части, прилегающей к Среднему Каспию. Этот район был населен преимущественно соленолюбивыми видами, для которых расширение осолоненной зоны должно было быть только выгодным, то же крайне незначительное осолонение, которое произошло в пределах самого этого района, безусловно не представляло для них никакой опасности. И тем не менее только два вида из всей этой группы (C. edule и M. lineatus) смогли воспользоваться этими изменениями, увеличить свою биомассу и расширить ареалы своего распространения. Остальные же соленолюбивые виды, наоборот, резко уменьшились в количестве и даже почти исчезли из пределов Северного Каспия. Так например, D. barbot-de-marnyi, которая в 1935 г. встречалась в западной части Северного Каспия в большом количестве и на значительном пространстве, в 1937 г. была встречена уже только в одном единственном месте, а в 1938 г. в пределах Северного Каспия вообще не была найдена [1]. То же относится и к другим соленолюбивым видам. В результате исследований, проведенных в 1937 г., когда сборы производились точно на тех же местах, что и в 1935 г., выяснилось, что биомасса соленолюбивого комплекса моллюсков не только не увеличи-

[1] В 1941—1942 гг. эта форма была найдена и привозилась для опытов в Астрахань (данные Карпевич).

лась, как следовало бы ожидать, если бы мы имели дело только с влиянием осолонения, но, наоборот, даже сократилась (с 6,2 до 3,7 г/м²). И хотя сокращение общей биомассы соленолюбивых видов в пределах Северного Каспия и было значительно менее резким, чем аналогичное сокращение биомассы видов, приуроченных к малым и средним соленостям, тем не менее совершенно очевидно, что оно было вызвано не изменениями солености, а какими-то другими моментами. Тот факт, что наибольшее падение биомассы бентоса произошло на больших глубинах (табл. 2), заставляет предполагать, что дело шло о нарушении газового режима придонного слоя, в результате хотя и кратковременного, но сильного опреснения поверхностных слоев воды под влиянием дружного паводка 1936 г. (предположение Бирштейна) и последующей гибели огромных количеств придонных животных. Недостаток соответствующих гидрохимических данных не дает, к сожалению, возможности проверить это предположение. То увеличение количества инфауны червей, которое наблюдается в последнее время, также вряд ли может быть отнесено за счет влияния солености. Возможно, что причиной этого является увеличение содержания в грунте свежего органического вещества. Действительно, судя по данным Кленовой и Ястребовой [11], в 1935 г. отношение содержания углерода к азоту в грунтах Уральской бороздины равнялось 29—40, а в 1939 г., по данным Горшковой [9],— уже только 8—10. Абсолютное содержание азота также возросло и притом очень сильно. Это же увеличение содержания свежего органического вещества, создавшее для инфауны дополнительные пищевые ресурсы, вероятно явилось следствием усиленного отмирания бентоса в 1936—1938 гг., которое уже было отмечено нами, а также и усиленного отмирания фитопланктона (в основном ризосолении), количество которого в Северном Каспии достигло своего максимума в 1936 г., а в последующие годы также заметно снизилось [16].

С точки зрения питания промысловых видов происшедшие с бентосом изменения крайне неблагоприятны. Неблагоприятно прежде всего общее падение биомассы бентоса, но еще более неблагоприятно то, что это падение в наибольшей степени коснулось видов, приуроченных к малым соленостям, так как именно эти виды составляли основу питания промысловых пород рыб, в частности леща и воблы. Правда, уменьшение количества их может быть компенсировано до известной степени увеличением количества соленолюбивых видов. Наблюдения М. Зернова показали, например, что вобла в восточной части Северного Каспия может питаться C. edule. Но, во-первых, как мы уже видели, увеличение биомассы соленолюбивых видов до сих пор не могло полностью восполнить уменьшение видов, приуроченных к малым соленостям, и, во-вторых, такая замена не может пройти вполне безболезненно. Выгодными происшедшие в составе бентоса изменения могут быть только для бычков и пуголовок, особенно же для G. melanostomus.

## Выводы

1. Сильное падение уровня Каспия вызвало быстрое осолонение восточной части Северного Каспия.

2. Результатом этого осолонения было необычайно быстрое и сильное сокращение биомассы и ареалов распространения видов, приуроченных к малым соленостям, и постепенное увеличение биомассы и ареалов распространения некоторых видов, приуроченных к более высоким соленостям.

3. Это, в свою очередь, привело к уменьшению общей биомассы бентоса Северного Каспия. В 1935 г. его было в среднем 41 г/м², а в

1938 г. уже только 5 г/м². С этого момента началось постепенное увеличение общей биомассы, которая в 1940 г. достигла 15 г/м². Это увеличение произошло в результате замедления уменьшения биомассы видов, приуроченных к малым соленостям, и за счет дальнейшего постепенного увеличения биомассы некоторых соленолюбивых видов.

4. Уменьшение биомассы бентоса в юго-западной части Северного Каспия, наблюдавшееся также в 1937—1938 гг., не может быть объяснено изменениями солености, так как, с одной стороны, соленость здесь почти не изменилась, с другой же стороны, в этом районе резко уменьшилась биомасса как раз некоторых соленолюбивых видов. Причины этого падения еще недостаточно ясны.

5. Сильное увеличение количества инфауны, наблюдавшееся за тот же период, объяснялось накоплением в грунте больших количеств свежего органического вещества, происшедшего в результате массовой гибели пресцолюбивых видов.

### Литература

1. Бирштейн Я. А., Распределение биомассы бентоса Северного Каспия (предварительное сообщение), рукопись, 1934.—2. Бирштейн Я. А., Исследование заливов Мертвый Култук и Кайдак в 1935 г., рукопись, 1936. —3. Бирштейн Я. А., Рост и распространение Cardium edule заливов Мертвого Култука и Кайдака в Каспийском море в связи с соленостью. Доклады Академии Наук СССР, т. 4, № 4, 1935. — 4. Бирштейн Я. А., Годовые изменения бентоса Северного Каспия. Зоологический журнал, № 3, 1945.—5. Бирштейн Я. А., Бентос Северного Каспия, рукопись, 1938.—6. Броцкая В. А., Mytilaster lineatus в Каспийском море, рукопись, 1940.—7. Горский Н. Н., Гидрологический режим Северного Каспия и отдельных промысловых его районов в 1935 г, рукопись, 1936.—8. Горский Н. Н., Гидрологический режим Северного Каспия в 1936 г., рукопись, 1937.—9. Горшкова Т. И., О характере органического вещества в осадках северной части Каспийского моря, рукопись, 1939.—10. Зайцев Г. Н., О течениях Северного Каспия, рукопись, 1939.—11. Кленова М. В. и Ястребова Л. А., Осадки северной части Каспийского моря, рукопись, 1936.—12. Леднев В. А., Течения Северного Каспия, рукопись, 1940.—13. Саенкова А. К., Распределение донной фауны в восточной части Северного Каспия, рукопись, 1935.—14. Саенкова А. К., Состояние и динамика кормовых запасов для бентосоядных рыб в районе Баксай — Эмба Северного Каспия за 1932—1937 гг. (первое полугодие), рукопись, 1937.—15. Саенкова А. К., Состояние кормовой базы для бентосоядных рыб в Северном Каспии в 1939 г., рукопись—16. Усачев П. И., Количественные колебания биомассы фитопланктона Каспийского моря и его качественные изменения за период с 1934 по 1939 г., рукопись, 1940.—17. Чесалин В. А., Гидрологический режим Северного Каспия в 1938 г., рукопись, 1939.—18. Чесалин В. А., Гидрологический режим Северного Каспия в 1939 г., рукопись, 1940.—19. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия, рукопись, 1939.— 20. Карпевич А., Изменение условий существования донных рыб Сев. Каспия, рукопись, 1940.

---

## CHANGES IN THE QUANTITY AND COMPOSITION OF THE BENTHOS IN THE NORTHERN PART OF THE CASPIAN SEA IN THE COURSE OF THE YEARS 1935—1940

A. A. SHORYGIN

Hydrobiologic Laboratory of the State Institute of Marine Fisheries and Oceanography

### Summary

Between 1929 and 1940 the level of the Caspian Sea has sunk by almost 2 m. This circumstance has greatly affected the hydrology of the sea, the quantity, distribution and composition of its fauna, of the benthos in particular. The changes were especially strong in the shallow Northern part of the sea.

By means of large-scaled investigations, made with the help of a Petersen dredge in 1935, 1937, 1938 and 1940, it was established that in the course of this period the amount of benthos in the Northern Caspian has greatly diminished. From 41 g/m² it fell down to 5 g/m² in 1938 (cf. table 1). The quantity of most organisms has decreased. On the other hand, the numbers of a few definite forms (Cardium edule, Mytilaster lineatus, Oligochaeta, Polychaeta) have greatly increased. The quantitative distribution of the benthos in the spring of 1935 and 1940 is illustrated by figs. 1 and 2, and the changes which have occurred between 1935 and 1937 or 1940 respectively are shown in figs. 3 and 4.

The analysis of the dependence of the distribution of molluscs on salinity (cf. table 3) has shown that those species (M. lineatus, C. edule), which have increased their numbers in the course of the period in question, belong to the most halophile ones, while the greatest quantitative decrease has been experienced by the more fresh-water loving forms. It seemed possible, therefore, to presume that the changes in the quantity and composition of the benthos was caused mainly by the changes in salinity, which have been very considerable (cf. figs 5 and 6) and consisted chiefly in a marked salinization of the Eastern part of the Northern Caspian.

The areals of the distribution of halophile organisms have greatly expanded in the course of the periods studied (cf. figs. 7, 8) chiefly eastwards, while those of the fresh-water forms, to the contrary, have shrunk (Dreissena polymorpha, fig. 9). The areals of the forms adapted to the medium salinity values encountered in the Northern Caspian have for some of them greatly decreased while for other ones they have somewhat expanded (Didacna trigonoides, fig. 10). The halophile forms gained ground gradually advancing at a pretty even rate of 35 klm yearly, the fresh-water forms retreated more than 100 klm straight away. The result was that the maximum decrease of the amount of benthos was observed at great depths in the middle part of the Northern Caspian (cf. fig. 3, table 2).

However, not all the changes of the biomass can be explained by the changes in salinity, since in the Southern part of the Northern Caspian some halophila species (Didacna barbot-de-marnyi) also showed a numeric decrease. The causes of this are not quite clear and consist presumably in the impoverishment of the bottom water layers in oxygen in 1936.

The explanation of the numeric increase of Polychaeta and Oligochaeta is to be seen in the increase of the amount of fresh organic matter in the bottom ground due to the death of immense numbers of the more fresh-water organisms.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ СОХРАНЕНИЯ САМКОЙ КЛЕЩА ORNITHODORUS PAPILLIPES СПОСОБНОСТИ ПЕРЕДАВАТЬ КЛЕЩЕВОЙ ВОЗВРАТНЫЙ ТИФ[1]

Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ и А. Н. СКРЫННИК

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-Медицинской Академии им. С. М. Кирова

Начиная с 1927 г. Кафедрой зоологии (ныне общей биологии) и паразитологии Военно-Медицинской Академии производились сборы живого материала по клещам рода Ornithodorus для поисков среди них переносчиков клещевого возвратного тифа и их разностороннего изучения. По мере расширения регулярной экспедиционной работы, также по Академии и б. ВИЭМ, сборы Ornithodorus неизменно производились всеми нашими экспедициями. В результате многолетней работы мы имеем уникальную живую коллекцию партий клещей из Казахстана, Киргизии, Узбекистана, Таджикистана (включая Памир), Туркмении, Северного Кавказа, Грузии, Армении и Ирана. Все живые материалы концентрируются в клещевой лаборатории Кафедры общей биологии и паразитологии Военно-Медицинской Академии. В этой лаборатории образовалась богатейшая коллекция живых Ornithodorus, достигавшая в период ее расцвета 40 000 клещей. В настоящее время коллекция насчитывает около 20 000 клещей. Следует особо отметить, что эта коллекция благополучно перенесла перевозку зимой 1941 г. в Самарканд и обратный переезд в 1944 г. в Ленинград.

Содержание коллекции связано с необходимостью кормления клещей (обычно на морских свинках). Поддержание в живом состоянии огромной коллекции оправдывается тем, что рядовые кормления клещей производятся с определенными целями — например с целью проверки их на спонтанную зараженность спирохетами клещевого возвратного тифа, экспериментального заражения этими же микроорганизмами и др. Работники нашей лаборатории ведут журнал, в котором отмечается все производимое с клещами; второй журнал отведен с той же целью подопытным морским свинкам. Благодаря этому можно быстро и легко получить потребную справку и проследить все сроки кормления клещей, передачи ими спирохет клещевого возвратного тифа, продолжительности жизни их в лаборатории, периода размножения и т. д. Опыт использования подобного материала опубликован в работе Е. Н. Павловского и А. Н. Скрынник (1939).

Проверка жизненного состояния клещей после обратного привоза коллекции в Ленинград выявила факт чрезвычайной продолжительности сохранения Ornithodorus papillipes вирулентных спирохет клещевого возвратного тифа.

Ниже приводим историю жизни в лаборатории одной самки клеща.

[1] Доложено на научной конференции Отдела паразитологии б. ВИЭМ (Москва) 13 января 1945 г.

Lot 17. Ornithodorus papillipes; сбор в пещере лессового обрыва к реке Дюшамбинке, г. Сталинабад, 26.X.1931. К. Г. Наумов.

Проверка 26.II.1933. Живы четырнадцать экземпляров.

11.VI.1933. Кормлены на морской свинке тринадцать клещей. О результатах кормления отметки не сохранилось.

10.V.1934. Живы десять клещей. 14.IV.1935. Живы шесть клещей. 14.X.1935. Живы четыре нимфы, две самки.

27.XI.1935. Кормлены для проверки естественной зараженности на свежей свинке № 277; кровь пили одна самка и три нимфы. Свинку заразили.

2.III.1937. Кормлены на здоровой свинке № 403 два клеща. Свинка заразилась; на 22-е сутки свинка пала в разгаре спирохетоза.

3.XI.1937. Кормлены на свинке № 412, которая в апреле 1937 г. болела клещевым рекуррснсом — штамм спирохет Киргизия. Исследования крови производились до 25.XI.1937. Результат отрицательный, зависящий видимо от состояния невосприимчивости организма морской свинки, переболевшей ранее клещевым спирохетозом (апрель 1937 г.).

22.VIII.1938. Кормлены на свежей свинке № 561 три клеща. Явное заражение; спирохеты с 28.VIII; с 4.IX их заметно больше. Свинка пала 14.IX.1938.

31.XII.1939. Кормлены на здоровой лесной соне Dyromys nitedulus; кровь пили две самки; одна самка отказалась. Явное заражение.

23.X.1940. Живы три самки. 24.I.1941. Живы две самки.

31.I.1941. Кормлены на свинке № 887, которая была в опытах по клещевому рекуррсису, но явно не болела. Кровь исследовалась до 5—26.II.1941. Результат отрицательный.

В сентябре 1941 г. клещи были упакованы в большой термос для ношения на спине и в медный бак; все уложено в деревянный ящик, который позднее был отправлен в Самарканд, куда он прибыл в октябре 1942 г. За это время (более года) клещи не увлажнялись и подвергались резким колебаниям температурных условий. Голодали они почти два года.

4.XI.1942. От всей партии клещей осталась в живых одна самка.

12.XI.1942. Самка кормлена в Самарканде на бывшей в опытах по клещевому рекуррсису, но не болевшей морской свинке № 25. Кровь ее исследовалась с 17.XI. по 4.XII. Результат отрицательный.

27.VIII.1943. К самке подсажен самец lot 20, Киргизия, сбора 1935 г.

6.IV.1944. Оба клеща кормлены на здоровой морской свинке № 225. Кровь исследовалась до 27.IV.1944. Спирохет не обнаружено.

В июне коллекция перевезена обратно в Ленинград.

16.X.1944. Оба клеща накормлены на здоровой свинке № 6 (новая серия). С в и н к а з а р а з и л а с ь. Кровь ее исследовалась до 29.XI:

| | | | |
|---|---|---|---|
| 21.X | — | 2.XI | +++ |
| 23.X | (+)[1] | 3.XI | (+) |
| 24.X | + | 4.XI | — |
| 26.X | (+) | 5.XI | — |
| 27.X | + | 6.XI | (+) |
| 28.X | +++ | 9.XI | — |
| 30.X | +++ | 10.XI | — |
| 31.X | (+) | 11.XI | (+) |
| 1.XI | ++ | 13.XI | (+) |
| | | с 14 по 29.XI | — |

Таким образом самка Ornithodorus papillipes из пещеры Сталинабада, спонтанно зараженная спирохетами клещевого возвратного тифа, живет в лаборатории 13 лет и сохраняет в себе вирулентных для морской свинки спирохет. Однако это заключение может стать вполне обоснованным лишь при условии выключения участия в передаче спирохет со стороны самца, дважды кормленного на свинках одновременно с самкой.

Самец lot 20 найден П. А. Петрищевой (паразитологическая экспедиция ВИЭМ в Киргизию 1935 г.) 25.VII.1935 в городе Оше, в сюме (вырытой пещере), используемом в качестве уборной.

16.X.1935. Кормлен в составе партии из 37 клещей для проверки естественной зараженности на свежей свинке № 254. Кровь исследовалась с 15.X по 5.XII.1935. Результат отрицательный.

7.III.1937 и 28.IX.1937. Кормились на свинках без проверки их крови.

3.IV.1939. Кормлен в составе партии из 21 клеща на здоровой свинке № 652. Кровь исследовалась до 23.IV. Результат отрицательный.

[1] Знак (+) обозначает малое количество спирохет в толстой капле.

27.XI.1940. Живых осталось 19 клещей. Аналогичная проверка естественной зараженности с отрицательным исходом.

6.XI.1942. По прибытии в Самарканд осталось девять живых клещей.

26.XI.1942. Проверочное кормление на свежей свинке дало отрицательный результат.

10.IV.1944. Кормлен на свинке, на которой однажды сосали кровь незараженные Ornithodorus papillipes. Результат отрицательный.

Итак, подсаженный самец живет в лаборатории девять лет. За это время он подвергался пять раз проверочному кормлению (1935, 1939, 1940, 1942, 1944 гг.) и всякий раз с отрицательным результатом. Следовательно, нет основания приписывать ему передачу спирохет от себя при одновременном кормлении его в 1944 г. вместе со спонтанно зараженной самкой.

Рассматриваемый материал имеет большое значение для эпидемиологических и общетеоретических выводов.

Спирохеты клещевого возвратного тифа (штамм Сталинабад — пещера) весьма совершенно адаптировали к организму клеща переносчика Ornithodorus papillipes, являющемуся для них превосходной средой обитания. Прочная долголетняя естественная зараженность спирохетами не влияет неблагоприятно на самого клеща-переносчика. Он сохраняет свою способность долго голодать (в рассмотренной серии наблюдений — около двух лет, что далеко не является пределом), переносить резкие изменения условий внешней среды (сухость, понижение температуры) и в то же время не терять способности передавать явный спирохетоз чувствительным к заражению морским свинкам.

Все это, вместе с исключительной общей стойкостью этого вида к голоданию (по данным А. Скрынник до 7$^1/_2$ лет), продолжительностью жизненного цикла клеща в 15—20—25 лет (Е. Павловский; А. Скрынник), способностью его к трансовариальной передаче спирохет клещевого возвратного тифа своему дочернему поколению (они же), чрезвычайной «привязанностью» его к месту обитания (пещера, нора, помещение для скота и т. д.), — обеспечивает прочность существования очага клещевого рекурренса даже при долговременном выпадении из состава его биоценоза различных позвоночных, служащих ему для питания.

## Выводы

1. Самка клеща Ornithodorus papillipes, спонтанно зараженная спирохетами клещевого возвратного тифа (штамм Сталинабад — пещера), способна передавать морским свинкам эти микроорганизмы повторно в течение 13 лет (этот срок не является предельным) даже при больших перерывах в питании и при различных неблагоприятных внешних условиях жизни клеща в лаборатории в течение всего рассматриваемого срока.

2. Установленный «рекордный» факт объясняет прочность существования природных и антропургических очагов клещевого рекурренса при долгосрочном выпадении из состава их биоценоза позвоночных животных или группы домовых обитателей, используемых этим видом для питания кровью.

3. Прочности существования очага клещевого возвратного тифа способствуют и другие, частично ранее известные свойства Ornithodorus papillipes: стойкость к голоданию, несклонность к миграциям, возможность использования для питания необычайно широкого круга позвоночных — от жабы до человека, стойкость к низким температурам и большой сухости воздуха и др.

4. Спирохеты клещевого возвратного тифа весьма совершенно адаптировали к организму клеща переносчика и ему самому, повидимому, нисколько не вредят.

# ON THE PERIOD DURING WHICH FEMALES OF ORNITHODORUS PAPILLIPES ARE ABLE TO TRANSMIT THE TICK RELAPSING FEVER

**E. N. PAVLOVSKY and A. N. SKRYNNIK**

**The Military Medical Academy named after S. M. Kirov, E. N. Pavlovsky Department of General Biology and Parasitology**

Summary

1. Females of Ornithodorus papillipes, spontaneously infected with spirochaetes of tick relapsing fever (strain Stalinabad — cave) are able repeatedly to transmit these microorganisms to guinea-pigs during 13 years; this period being no limiting one. Neither long intervals in the supply of food, nor other infavourable external conditions to which the ticks may be subjected in the laboratory throughout the period referred to above interfere with this capacity.

2. This «record-breaking» fact accounts for the stability of natural and anthropurgic foci of tick relapsing fever, which are known to persist even in the cases where the biocoenoses of which the tickes make part are deprived for a long time either of a given group or vertebrates, or of the home-dwellers, on whose blood this species is feeding.

3. The stability of the foci of tick relapsing fever may also be due to other properties of Ornithodorus papillipes, part of which have already been described, viz.: their resistance to starvation; aversion to migration; ability to feed upon an extremely large number of vertebrates, ranging from the toad to man; resistance to low temperatures and extreme air-dryness, etc.

4. The spirochaetes of relapsing fever show a very perfect adaptation to the organism of the tick which is the vector of this disease, and seem not to affect it in the least.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ НА ОБРАЗОВАНИЕ ГИПОПУСОВ GLYCYPHAGUS DESTRUCTOR SCHRK.

Р. С. УШАТИНСКАЯ

Всесоюзный научно-исследовательский институт зерна

## I. Введение

В развитии обыкновенного волосатого клеща Glycyphagus destructor, как и некоторых других свободно живущих представителей Acaridiae, имеется стадия гипопуса, факультативно появляющаяся между первым и вторым нимфальными возрастами. Она является чисто провизорным образованием, свободным от выполнения вегетативных функций и резко отличным по своей организации от нимфальных и половозрелых стадий.

В противоположность расселительным гипопусам, выполняющим функции распространения вида и охвата им новых местообитаний, покоящаяся гипопальная форма клещей служит преимущественно для сохранения вида в данном местообитании, его переживания на месте при неблагоприятно складывающихся экологических условиях. В соответствии с этим покоящиеся гипопусы характеризуются чрезвычайно высокой устойчивостью к воздействиям внешней среды и способны, без видимого вреда для себя, переносить резкие повышения или понижения температуры среды, недостаток влаги, высокие концентрации ядовитых газов.

Причины, ведущие к образованию гипопусов у различных видов клещей и для разных типов гипопальных стадий, повидимому различны. Между основными факторами среды — температурой, влажностью, наличием достаточного количества пищи и пр. — и появлением гипопальной стадии имеется тесная зависимость. Однако полное представление об условиях, определяющих появление гипопусов у различных видов Tyroglyphidae, не получено, а разноречивые выводы, к которым приходят отдельные исследователи (Michael [4], Schulze [11], Hora [2], Грищенко [1], Полежаев [7, 8, 9]), указывают на недоработанность этого вопроса и на необходимость дальнейших исследований.

В настоящей работе изложены результаты наших опытов, проведенных в лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института зерна в 1940 г., по изучению влияния температуры и влажности среды на образование гипопусов у обыкновенного волосатого клеща Glycyphagus destructor Schrk.

## 2. Материал и методика

Одной из первых задач, которую мы себе поставили, было определение влияния на образование гипопусов понижения температуры от 10 до 0° С и повышения ее от 25 до 40° С; в этих границах лежат верхний и нижний температурный пределы активной жизнедеятельности данного вида, которые могли явиться факторами, стимулирующими появление гипопусов. Образование гипопусов при промежуточных температурах от 12 до 30° С изучено с достаточной четкостью Полежаевым [8, 9].

Определяя влияние влажности на образование гипопусов G. destructor, мы, в

отличие от предыдущих исследователей (Schulze [11], Полежаев [8, 9]), положили в основу влажность субстрата (в наших опытах влажность зерна пшеницы), на котором воспитывались клещи, а не окружающего воздуха. Применяя такой метод, мы считали, что даже в небольших образцах зерна развитие клещей, а следовательно и образование гипопусов, будет протекать в условиях, значительно более близких к естественным, чем при использовании восковых камер (Schulze) или открытых бюксов (Полежаев). Пользуясь шкалой зависимости между влажностью хранящегося зерна и относительной влажностью воздуха в межзерновых пространствах (Клеев, 1940), мы могли сравнить результаты наших опытов с опытами предыдущих исследователей, базировавшихся в своих опытах на относительной влажности воздуха.

Наблюдениями целого ряда авторов [5, 2, 1, 8, 9, 10 и др.] установлено, что нижняя граница влажности зерна злаков, при которой прекращается жизнедеятельность клещей рода Glycyphagus, проходит около 12,5%. Верхний предел влажности, при которой прекращается развитие этого вида в зерне, определен менее четко, но и здесь имеются материалы, указывающие на то, что он близок к 18,0%. При изучении влияния влажности зерна на образование гипопусов мы взяли семь градаций ее в указанных пределах от 12,0 до 18,0% с интервалом в один процент. Опыты проведены в первом повторении при исходной влажности зерна 12,2; 13,5; 14,2; 15,0; 16,03; 17,2 и 18,52% и температуре 18—22° С, а во втором повторении при исходной влажности зерна 12,2; 13,2; 14,2; 15,6; 16,3; 17,2 и 18,1% и температуре 15—18° С.

Методика, применявшаяся в наших опытах, кратко сводилась к следующему.

При определении влияния температуры в колбу Эрленмейера емкостью 350 см³ помещалось 150 г зерна пшеницы влажностью 14,5 или 16,2% (опыты с пониженной и повышенной температурой). Затем брался отсев клещей от сильно зараженного зерна и 2 г его помещалось в короткую пробирку, которая немедленно погружалась в зерно, находящееся в колбе, таким образом, чтобы края пробирки выступали над поверхностью зерна на 1,5—2 см. Постепенно клещи из отсева переходили в зерно. При таком способе пересадки в условиях комнатной температуры (как это было установлено предварительными опытами) через час в заражаемую пробу переходило от 600 до 700 клещей, главным образом в половозрелой стадии, нимфы и реже личинки. Через час пробирка с клещами удалялась, а горло колбы плотно обвязывалось тонким шелковым ситом, не пропускающим клещей (в первом повторении опытов), или целлофаном (во втором повторении). Колбы с зараженным таким образом зерном помещались в камеры с температурой 0; 5; 10; 25; 30; 35 и 40° С. Постоянная температура в камерах поддерживалась на заданном уровне для пониженных температур при помощи зероторов с эвтектическими растворами солей NaCl, KCl, $Na_2SO_4$, при различной комбинации зероторов, а для повышенных температур — при помощи электрических лампочек, связанных с терморегуляторами. Как зероторы, так и обогревательные лампочки помещались в особом рабочем отделении камер полигермостата и непосредственного влияния на результат опытов оказывать не могли.

В каждую камеру мы помещали серию в 10—15 одинаковых колб, являющихся каждая самостоятельной пробой серии. Относительная влажность воздуха в камерах поддерживалась при помощи сосудов с водой на уровне 85—90%.

Через определенные, специально установленные для каждой серии промежутки времени мы вынимали из камер по одной колбе и определяли влажность содержавшегося в них зерна и количество клещей, в нем находящихся, по стадиям развития.

Во всех случаях проба, вынутая из камеры для анализа, в опыт более не возвращалась. Как правило, опыты проводились в двух повторностях, а в сериях с повышенной температурой — в трех повторностях. Опыты с пониженными температурами проведены с 28.III по 25.X 1940, а опыты с повышенными температурами — с 25.III по 15.VII 1940.

При определении влияния влажности методика постановки опытов отличалась от описанной лишь тем, что мы брали колбы Эрленмейера емкостью в 1 л и в каждую из них помещали 450 г зерна определенной влажности. Это увеличение веса образцов зерна вызвано желанием уменьшить колебания влажности в зерне и создать более ровные условия для развития клещей. С этой же целью мы закрывали горла колб корковыми пробками с небольшим отверстием в середине их (затянутым шелковым ситом), оставляемым для обмена воздуха. Кроме того, так как опыты проводились при температуре (а в некоторых вариантах и влажности), благоприятной для развития клещей, и продолжительность некоторых из них была рассчитана на 2—3 месяца, то, во избежание больших технических затруднений с учетом во время анализа в момент заражения, в каждый отдельный сосуд серии вводилось 300—350 экземпляров клещей.

Чтобы исключить попадание клещей в колбы извне, мы покрывали пробку в месте ее соприкосновения со стеклом колбы вазелином.

При определении условий перехода гипопусов в телеонимфу мы помещали 20 экз. гипопусов на часовое стекло, которое покрывали вторым таким же. По краю оба стекла соединялись восковым мостиком, допускающим обмен воздуха между образовавшейся таким образом камерой и наружной средой. Камеры с гипопусами мы закапывали в зерно определенной влажности, помещенное в эксикаторы, а эксикаторы, в свою очередь, заключали в термостат с температурой, действие которой определя-

лось. Переход гипопусов в активную форму устанавливался по пустым шкуркам протонимфы, сохраняющимся после выхода телеонимфы. Опыты по влиянию влажности зерна проведены с 4.III по 24.VII 1940.

## 3. Влияние температуры на образование гипопусов Glycyphagus destructor

В течение всего срока опытов (200 дней), проводившихся при температуре от 0 до 10°, влажность подопытного зерна сохранялась в пределах от 14,4 до 14,8% (± 0,2%), а колебания температуры камер, в которых содержались зараженные клещом пробы, не превышали ± 1° С.

При температуре 0° С (± 1°) подвижные стадии развития G. destructor медленно отмирали, не образуя гипопусов. Это отмирание полностью заканчивалось через 55—78 дней. Так как влажность зерна на всем протяжении опыта оставалась почти неизменной, то гибель клещей может быть отнесена только к вредному воздействию температуры.

При температуре 5° С (± 1° С) происходило медленное нарастание численности клещей. В некоторых образцах при анализе были обнаружены гипопусы, но количество их после 200 дней хранения не превышало 0,7% по отношению к численности всей популяции. Появлялись гипопусы не регулярно, и в ряде проб, несмотря на большое количество клещей (1316, 1896), гипопусов не обнаружено.

Как превратившиеся при температуре 5°, так и перенесенные в камеру с данной температурой уже в сформировавшемся виде гипопусы, как правило, в телеонимфу не переходили, сохраняясь в форме гипопуса на всем протяжении опытов. При перенесении их в комнатную температуру, через 10—15 дней начинался выход телеонимф и их дальнейшее развитие.

При температуре 10° С (± 1°) (табл. 1) общее нарастание численности популяции происходило значительно более интенсивно, и количество экземпляров клещей в 150 г зерна через 200 дней возросло с 600—700 экз., внесенных в начале опыта, до 54 762 экз. в конце его. В продолжение первых 78 дней опыта гипопусы появлялись лишь в единичных экземплярах, не превышая 1,8% от общей численности популяции. Однако через 100 дней хранения зерна при данной температуре количество гипопусов составляло уже 16,3%, а через 200 дней оно достигало 29,1%.

Таблица 1

**Влияние пониженной температуры (+10° С) на образование гипопусов Glycyphagus destructor Schrk.**

| 10° С (± 1°) | | | |
|---|---|---|---|
| Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов |
| Исходные | 14,5 | 600—700 | 0,0 |
| 6 | 14,6 | 636 | 0,15 |
| 13 | 14,8 | 2 571 | 0,31 |
| 24 | 15,1 | 3 144 | 0,50 |
| 33 | 14,6 | 5 030 | 0,60 |
| 43 | 15,0 | 7 848 | 0,55 |
| 49 | 15,2 | 8 656 | 0,83 |
| 62 | 14,8 | 7 876 | 0,90 |
| 78 | — | 9 584 | 1,8 |
| 100 | 15,2 | 12 714 | 16,3 |
| 120 | 15,2 | 15 504 | 27,3 |
| 142 | 15,4 | 47 596 | 29,7 |
| 200 | 15,3 | 54 762 | 29,1 |

Перешедшие в гипопальную стадию в камере с температурой 10° или перемещенные в условия этой температуры извне гипопусы лишь в очень редких случаях переходили в телеонимфу и продолжали развитие. Обычно же они сохраняли свою форму до тех пор, пока температура среды не повышалась до 12° и более, когда переход гипопусов в телеонимфу становился нормальным явлением.

Во время проведения опытов с повышенными температурами влажность подопытного зерна снижалась, несмотря на все принятые меры. Особенно резко снижение влажности зерна было выражено при больших экспозициях хранения.

В табл. 2 приведен результативный материал этих опытов, который кратко сводится к следующему: при температуре 25° (± 1°) в течение первых 16 дней опыта, во время которых влажность подопытного зерна постепенно снизилась с 16,2 до 14,4%, количество клещей, прогрессивно возрастая, достигло 2860 экз. на 150-граммовую пробу зерна, вместо 600—700 экз., имевшихся в начале опыта. В течение всего этого времени гипопусы обнаруживались во всех пробах, но количество их по отношению ко всей популяции не превышало 0,5%. Однако позднее, когда влажность зерна, на котором содержались клещи, достигла 13,8%, началось, с одной стороны, отмирание клещей, а с другой — интенсивный переход протонимф в гипопальную форму. Клещи стали покидать зерно и скапливаться кучками на стенках колбы. По мере высыхания зерна клещи постепенно отмирали.

Таблица 2

**Влияние повышенной температуры (в пределах от 25 до 30°) на образование гипопусов Glycyphagus destructor Schrk.**

| 25° С (± 1°) | | | | 30° С (± 0,8°) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов | Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов |
| Исходные | 16,2 | 600—700 | 0,0 | Исходные | 16,2 | 600—700 | 0,0 |
| 1 | 16,0 | 786 | 0,2 | 1 | 15,8 | 844 | 0,2 |
| 5 | 15,6 | 972 | 0,5 | 2 | 15,5 | 748 | 0,1 |
| 6 | 14,8 | 1032 | 0,1 | 5 | 14,2 | 1228 | 0,5 |
| 9 | 14,6 | 2238 | 0,3 | 6 | 13,5 | 632 | 1,2 |
| 12 | 14,5 | 2264 | 0,3 | 9 | 13,4 | 872 | 10,0 |
| 16 | 14,4 | 2860 | 0,1 | 12 | 13,3 | 792 | 20,8 |
| 24 | 13,8 | 1652 | 22,2 | 18 | 13,3 | 360 | 81,7 |
| 31 | 13,6 | 336 | 28,3 | 24 | 13,2 | 56 | 100 |
| 37 | 13,4 | 176 | 38,6 | 28 | 13,0 | 18 | 100 |
| 43 | 12,4 | 244 | 96,7 | — | — | — | — |
| 45 | 12,3 | 164 | 100 | — | — | — | — |

Переход гипопусов в телеонимфу первоначально имел место во всех образцах, но он полностью прекратился, когда влажность зерна снизилась до 13,5—13,8%, и далее происходило лишь накопление гипопусов за счет развития личинок и нимф. К 45-му дню экспозиции подвижные стадии развития полностью вымерли, и в зерне и на стенках колбы, в которой ставился опыт, остались только гипопусы (до 164 экз. на 150 г зерна); они имели обычный вид и, перенесенные по окончании опыта в термостат с температурой 22° и относительной влажностью воздуха 90%, переходили в телеонимфу и благополучно заканчивали свое развитие.

При температуре 30° С (± 0,8°) повторялась та же картина, что и при 25°, но в более ускоренном темпе: к пятому дню экспозиции количество клещей в подопытном зерне увеличилось с 600—700 до 1228 экз. на 150-граммовую пробу зерна, а влажность зерна понизилась с 16,2

до 14,2%. Далее, параллельно со снижением влажности протекало уменьшение численности подвижных стадий развития клещей и образование гипопусов. Через 12 дней экспозиции влажность зерна достигла 13,3% и до 20,8% клещей приходилось на гипопальную стадию: через 24 дня клещи вымерли полностью, и в зерне остались лишь гипопусы. Однако большинство гипопусов, образовавшихся при температуре 30°, погибло в процессе превращения. Лишь до 5% их сохранили внешне нормальный вид, но и они, будучи перенесены в благоприятные условия среды, не дали нимф. В то же время, помещенные в камеру с температурой 30° в уже сформированном виде и выдержанные в этих условиях свыше 22 дней, гипопусы не теряли способности к превращению и развитию и переходили в нимфу, когда условия среды изменялись в благоприятную сторону. Повидимому, в период образования гипопусы слабо противостоят действию повышенной температуры порядка 30° и выше и погибают, не закончив превращения.

При температуре 34,5° С (± 0,5°) подвижные стадии клещей вымирали к шестому дню, когда влажность зерна достигала 13,7—13,8%. Гипопусы, как правило, при этих условиях не образовывались. Лишь в одном случае был обнаружен экземпляр гипопуса на второй день опыта при влажности зерна 15,5%. Возможно, что этот случай можно отнести за счет протонимфы, попавшей в опыт в процессе превращения.

При температуре 40° С (± 1°) клещи погибали, не образуя гипопусов, через 48 часов экспозиции, когда влажность зерна достигала 14,2—14,3%. Отсутствие момента образования гипопусов в условиях температуры 34,5—40° С повидимому связано с быстрым массовым отмиранием подвижных стадий клещей, при котором гипопусы не успевают образоваться. Гипопусы, помещенные в камеру с температурой 40° С сформировавшимися в других условиях и выдержанные при температуре 40° в течение 9 дней, не теряли способности к дальнейшему развитию.

### 4. Влияние влажности на образование гипопусов Glycyphagus destructor Schrk.

Исследователи, занимавшиеся изучением вопроса о причинах, ведущих к образованию гипопусов [11, 2, 7, 8, 9], придавали большое значение влажности окружающей среды. О значении влажности в процессе образования гипопусов говорят косвенные наблюдения [1].

Мы исходили из предпосылки, что массовое образование гипопусов происходит при приближении влажности воздуха и субстрата к пределу, допускающему активную жизнедеятельность подвижных стадий развития клещей данного вида. В связи с этим при проведении опытов с волосатым клещом особое внимание мы уделяли повышенной и пониженной влажности зерна, являющегося в наших опытах субстратом и пищей для клещей (табл. 3 и 4).

При влажности зерна 12,1—12,2% и температуре 15—22° С клещи погибали, не оставляя гипопусов. При влажности зерна 13,2% клещи находились в заметно угнетенном состоянии: движения их были вялы, численность культуры, содержащейся при этих условиях, постепенно сокращалась и клещи отмирали, образуя гипопусов лишь в редких случаях.

Однако даже при очень небольшом увеличении влажности зерна эта картина резко менялась; так, при влажности зерна 13,5% (табл. 4) культура клещей, еще немногочисленная, уже перманентно сохранялась и среди нее регулярно появлялись гипопусы. Так как влажность подопытного зерна постепенно снижалась и через 43 дня достигла 13,2%, а через 52 дня — 13,0%, то клещи к 73-му дню экспозиции по-

гибли, оставив в зерне гипопусов. Последние при содержании в тех же условиях (эксикатор с зерном 13,0% влажности) в телеонимфу не переходили (опыт проводился на протяжении 20 дней) и, наоборот, при повышении влажности — уже через 5 дней переходили в активную стадию и продолжали развитие.

Таблица 3

**Влияние влажности зерна на образование гипопусов Glycyphagus destructor Schrk. (температура 15—18° С)**

| Исходная влажность (%) | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 14,2 | | | | 15,6 | | | | 16,3 | | | |
| Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов | Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов | Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов |
| Исходные | 14,2 | 300—350 | 0 | Исходные | 15,6 | 300—350 | 0 | Исходные | 16,3 | 300—350 | 0 |
| 6 | 14,3 | 232 | 0,2 | 6 | 15,2 | 226 | 0,2 | 5 | 16,2 | 343 | 4,6 |
| 14 | 14,2 | 249 | 0,8 | 14 | 15,3 | 278 | 0,4 | 14 | 15,8 | 225 | 4,0 |
| 26 | 13,7 | 344 | 4,6 | 26 | 14,9 | 312 | 0,8 | 26 | 15,5 | 330 | 6,1 |
| 35 | 14,0 | 295 | 0,7 | 35 | 15,1 | 360 | 1,3 | 36 | 15,8 | 545 | 2,0 |
| 51 | — | 972 | 0,8 | 51 | 14,8 | 756 | 1,0 | 54 | 15,8 | 2160 | 2,1 |

При температуре 15—22° С и влажности зерна 14,2%, 15,0—15,6% и 16,0—16,3% клещи развивались тем лучше, чем выше была влажность зерна.

При указанной влажности гипопусы появлялись регулярно во всех пробах; так как часть из них вскоре переходила в телеонимфу и далее в prosopon, то в наличии постоянно имелось лишь небольшое количество гипопусов — обычно от 0,1 до 5% от численности культуры.

При влажности 16,03—16,3% и температуре 15—22° С развитие культуры происходило наиболее интенсивно, а количество появляющихся в ней гипопусов было несколько выше, чем при более низкой влажности.

При влажности зерна 17,2% развитие клещей вначале протекало внешне нормально; но при хранении свыше 5—6 дней начало проявляться отрицательное влияние на клещей быстро развивающихся плесеней и, повидимому, скапливающейся углекислоты, которую усиленно выделяет влажное зерно. Клещи становились вялыми и среди бурно развивающихся грибков можно было видеть их многочисленные трупы. Гипопусы в этих условиях появлялись редко и количество их по отношению к численности культуры выражалось долями процента.

При влажности 18,1—18,5% развитие плесеней протекало столь быстро, что к 10-му дню зерно уже имело резкий затхлый запах. Угнетение культуры клещей, начало которого наблюдалось уже при влажности зерна 17,2%, достигало здесь острой формы, и культуры постепенно отмирали, не оставляя гипопусов.

Таким образом, образование гипопусов Glycyphagus destructor происходило при влажности зерна пшеницы от 13,2 до 17,2%. Находясь в зерне, содержащем меньший или больший процент влаги по сравнению с указанным, клещи отмирали, не образуя гипопусов.

## 5. Заключение

Анализируя результаты проведенных опытов, мы приходим к заключению, что понижение температуры среды от 10 до 0° С не стимулирует образование гипопусов, и если при 10° гипопусы в процессе раз-

вития клещей появляются обычно, то при 5° они встречаются редко, а при 0° не появляются совершенно.

При температуре, близкой к 10°, гипопусы появляются в культуре не чаще, чем при более высоких температурах, однако как превратившиеся в камере с указанной температурой, так и помещенные в нее в уже сформировавшемся виде гипопусы почти полностью сохраняются на этой стадии, лишь очень редко переходя в телеонимфу. В условиях более низкой температуры (+5 —0°) гипопусы совершенно не переходят в телеонимфу, сохраняясь в стадии гипопуса до момента повышения температуры среды выше 12° С. Таким образом, при длительном воздействии на культуру хлещей пониженной температуры происходит накопление гипопусов, которое может достигнуть больших размеров, создавая ложное впечатление стимулирующего влияния понижения температуры на их образование. Если же после длительного воздействия температурой порядка 6—19° (например в подпольях, подвалах) происходит дальнейшее охлаждение и температура среды приближается к нулю или падает еще ниже,— подвижные стадии развития клещей, не обладающие высокой холодостойкостью, отмирают и остаются лишь гипопусы, месяцами выдерживающие отрицательную температуру [13].

Повышение температуры от 25 до 40° С также не стимулирует появление гипопусов. При температуре 25—30° С и влажности зерна от 13,8 до 16,2% гипопусы появляются не чаще, чем при более низких температурах (15—20° С), и количество их обычно не превышает 0,1—5,0% от популяции.

Необходимым следствием хранения зерна при повышенной температуре является понижение его влажности, протекающее тем быстрее, чем выше темпе-

Таблица 4

**Влияние влажности зерна на образование гипопусов Glycyphagus destructor Schrk.** (температура 18—20° С)

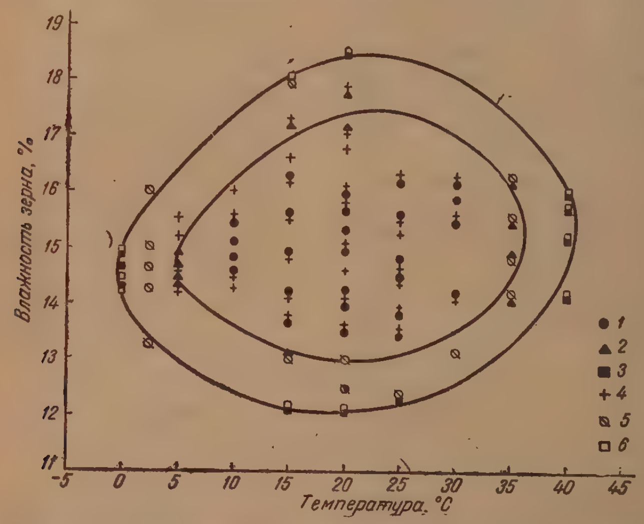
| Исходная влажность (%) | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13,5 | | | | 14,2 | | | | 15,0 | | | | 16,03 | | | |
| Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов | Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов | Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов | Продолжительность опыта (дней) | Влажность зерна (%) | Общее количество клещей | % гипопусов |
| Исходные | 13,5 | 300—350 | 0,0 | Исходные | 14,2 | 300—350 | 0,0 | Исходные | 15,0 | 300—350 | 0,0 | Исходные | 16,03 | 300—350 | 0,0 |
| 10 | 13,5 | 136 | 0,7 | 10 | 14,6 | 339 | 0,8 | 10 | 13,31 | 679 | 0,7 | 10 | 16,25 | 407 | 0,5 |
| 20 | 13,4 | 132 | 3,0 | 21 | 14,41 | 1112 | 0,3 | 20 | 15,13 | 2140 | 0,5 | 20 | 16,3 | 1576 | 0,3 |
| 30 | 13,4 | 229 | 0,5 | 31 | 14,02 | 1664 | 0,2 | 30 | 15,03 | 1850 | 2,0 | 31 | 16,0 | 2780 | 4,3 |
| 43 | 13,2 | 212 | 2,5 | 43 | 14,6 | 2952 | 5,4 | 43 | 15,1 | 1576 | 2,8 | 43 | 15,7 | 2190 | 2,4 |
| 52 | 13,0 | 172 | 4,7 | 52 | 14,0 | 1628 | 8,2 | 53 | 15,1 | 1428 | 1,3 | 52 | 15,8 | 1819 | 1,4 |
| 73 | 12,5 | 10 | 90,0 | 73 | 13,5 | 1856 | 13,0 | — | — | — | — | — | — | — | — |

ратура среды. Понижение влажности зерна влечет за собой понижение относительной влажности воздуха в межзерновых пространствах. В сочетании с благоприятной для развития клещей температурой (15—25° С) это вызывает массовое появление гипопусов, наступающее тогда, когда влажность зерна достигает 13,8% (=60—63% относительной влажности воздуха) и продолжает снижаться далее. Одновременно с понижением влажности среды происходит вымирание подвижных стадий развития волосатого клеща, заканчивающееся к тому времени, когда влажность зерна достигает 12,3—12,5%.

Бо́льшая часть гипопусов, образующихся при температуре 29,2—30,8° С, погибает в процессе превращения, редкие же экземпляры, имеющие внешне нормальный вид, оказываются нежизнеспособными.

При температуре 35° клещи погибают, в редких случаях оставляя гипопусов: при 40° С они погибают, не образуя гипопусов.

Гипопусы, образовавшиеся или внесенные в среду с влажностью субстрата ниже 13,8%, в телеонимфу не переходят до тех пор, пока влажность среды не поднимется выше этого предела.




**Влияние температуры и влажности на образование гипопусов волосатого клеща (Glycyphagus destructor Schrk.)**

*1* — гипопусы образуются постоянно, *2* — гипопусы образуются редко, *3* — гипопусы не образуются, *4* — популяция клещей развивается нормально, *5* — рост популяции угнетен, *6* — полное вымирание популяции

Наши опыты, проведенные с зерном различной влажности, в общем подтвердили правильность выводов Полежаева [8], показав, что при температуре 15—22° С и влажности зерна 12,1—12,2% (что приблизительно соответствует 48—49% относительной влажности воздуха) клещи погибают, не оставляя гипопусов. При влажности зерна 13,2%, приблизительно равной 57—58% влажности воздуха, клещи находятся в заметно угнетенном состоянии и вскоре отмирают, лишь в очень редких случаях образуя гипопусов. Гипопусы регулярно начинают появляться при влажности зерна 13,5%, отвечающей 60% влажности воздуха, и при влажности зерна 14,2, 15,2—15,6 и 16,0—16,3%, равной соответственно 67—68, 70 и 80% относительной влажности воздуха; клещи развиваются тем лучше, чем выше влажность зерна.

При всех указанных градациях влажности гипопусы в культуре появляются регулярно, но большее число их отмечается при более высокой влажности (16,3% влажности зерна соответствует 80% влажности

воздуха). Описанной Полежаевым [8] двухвершинности кривой образования гипопусов в наших опытах не установлено. При содержании культуры на зерне влажностью 17,2%, равной 83—84% относительной влажности воздуха, через 5—6 дней экспозиции начинает проявляться отрицательное влияние на клещей усиленно развивающихся плесеней и, вероятно, углекислоты, скапливающейся в зерне; происходит медленное отмирание клещей, во время которого лишь в редких случаях появляются гипопусы. И при влажности зерна 18,1—18,5%, соответствующей 86—88% относительной влажности воздуха, происходит бурное развитие плесеней и вымирание культуры клещей без оставления гипопусов.

На рисунке приведены условия, при которых гипопусы образуются регулярно, редко или не образуются вовсе, а также условия, при которых культура клещей развивается нормально, угнетена или же вымирает. Соединив линией одноименные показатели появления гипопусов, мы получаем два эллипсиса, внутренний из которых охватывает условия более или менее нормального развития культуры клещей и обычного появления гипопусов; в плоскости между внутренним и внешним эллипсисами культура клещей угнетена и вымирает, и гипопусы образуются редко; на грани внешнего эллипсиса и за ней — культура вымирает, не оставляя гипопусов.

## Выводы

1. Повышение температуры среды от 25 до 40° С или понижение ее от 10 до 0° С не имеет стимулирующего значения для образования гипопусов Glycyphagus destructor.

2. Гипопусы образуются постоянно при температуре от 5 до 30° С и влажности зерна от 13,2 до 17,2%.

3. При повышении температуры выше 35° или при понижении ее ниже 5°, так же как и при понижении влажности зерна ниже 12,3—12,5% или увеличении ее свыше 18,1%, происходит вымирание клещей без образования гипопусов.

4. При содержании культуры при температуре от 12 до 25° и влажности от 13,8 до 17,2% часть гипопусов постоянно переходит в телеонимфу и продолжает развитие так, что в зерне содержится всегда не более 0,1—8,2% гипопусов.

5. Переход гипопусов в нимфу сокращается при температуре ниже 12° и выше 25° С. При таких условиях происходит накопление гипопусов, создающее ошибочное представление о стимулирующем образование гипопусов значении понижения или повышения температуры.

6. Массовое образование гипопусов происходит при постепенном высушивании зерна, когда его влажность опустится до 13,8% или ниже этого предела.

7. При содержании клещей в условиях температуры выше 30° происходит образование гипопусов, однако последние при этих условиях погибают, не успевая закончить превращение.

## Литература

1. Грищенко А. П., К вопросу о биологии волосатых клещей (Glycyphagus sp.), Сборник н.-и. работ Зернового Аз.-Черн. н.-и. и-та, Ростов н/Д., 1936.—2. Hora A. M., On the biology of the mite Glycyphagus domesticus de Geer, The Ann. of Applied Biology, 21, No. 3, Cambridge Univers., 1934.—3. Huges T. E. a. Huges A. M. The internal anatomy and post-embryonic development of Glycyphagus domesticus, Proc. of the Zool. Soc. of London, 1938, v, 108, p. IV, 1939.—4. Michael A. D., British Tyroglyphidae. v. I—II, 1901—1903.—5. Newstead R. a. Duvall H.. Bionomic, morphological and economic report on the Acarida of altered grain and flour. Part I. Rept, of the grain posts (War) committee of the Royal Society, No. 2. London, 1918.—6. Oboussier H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Wahnungsmilben, Ztschr. f. Angew.

XXVII, ...

Entom., Bd. XXVI, 1939.—7. Полежаев В. Г., Влияние голода на образование гипопусов у волосатого клеща Glycyphagus destructor, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 4, 1938.—8. Полежаев В. Г., Влияние влажности воздуха на образование гипопусов у волосатого клеща, Glycyphagus destructor, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 1, 1938.—9. Полежаев В. Г., Влияние влажности воздуха и температуры на образование стадии гипопуса у волосатого и мучного клещей, Учен. записки МГУ, Зоология, вып. 42, 1940.—10. Соленова Е. А., Влияние различной влажности зерна на выживаемость хлебных клещей, рукопись, ВНИИ зерна, 1940.—11. Schulze H., Ueber die Biologie von Tyroglyphus mycophagus Mégh. Zugleich ein Beitrag zur Hypopusfrage, Ztschr. für Morphol, und Oekologie der Tiere, Bd. 2, Berlin, 1924.—12. Ушатинская Р. С., Влияние низких температур на подвижные стадии развития хлебных клещей, Мукомолье, № 3—4, 1939.—13. Ушатинская Р. С., Влияние низких температур на яйца и гипопусов хлебных клещей, Мукомолье, № 7, 1939.

---

# THE INFLUENCE OF TEMPERATURE AND HUMIDITY ON THE FORMATION OF THE HYPOPUSES OF GLYCYPHAGUS DESTRUCTOR SCHRK.

**R. S. USHATINSKAIA**

**All-Union Grain Scientific Research Institute**

## Summary

1. The formation of hypopuses of Glycyphagus destructor Schrk. is not stimulated either by raising the temperature of the surrounding medium from 25 to 40° C or by lowering from 10 to 0° C.

2. The hypopuses are regularly formed at 5—30° C and at a 13.2 p. c. — 17.2 p. c. humidity of the grain.

3. If the temperature is raised above 35° C or sinks below 5° C, as well as when the humidity of the grain sinks below 12.3—12.5 p. c. or is raised above 18.1 p. c., — the ticks die out without forming hypopuses.

4. If the culture is kept at 12—25° C and at a humidity lying between 13.8—17.2 p. c. a part of the hypopuses regularly transform into teleonymphs and the development continues so that the grain always contains 0.1—8.2 p. c. of hypopuses.

5. The transformation of hypopuses into teleonymphs stops at temperature below 12° C and upwards of 25° C. Under these conditions a cumulation of hypopuses takes place, which creates the erroneous impression that the rise or sinking of the temperature has a stimulating effect on the formation of hypopuses.

6. Mass formation of hypopuses takes place during a gradual drying of grain, when its humidity sinks to 13.8 p. c. or below this limit.

7. If the ticks are kept at temperatures of 30° C the formation of hypopuses takes place, but the latter perish under these conditions before they have been able to complete their transformation.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# МЕТОД ИНДЕКСОВ И ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ РОСТ RANA TEMPORARIA L.

**П. В. ТЕРЕНТЬЕВ**

**Ленинградский ордена Ленина государственный университет**

1. Долгое время систематики земноводных пытались описывать морфологические зависимости предпочтительно словесно. На этой стадии находятся работы Буленжера, Шрейбера (Boulenger, Schreiber) и Никольского. Борьба с субъективизмом вынуждает ко все большему пользованию численно оформленным материалом. Пользование абсолютными размерами, столь характерными для птиц и млекопитающих, у пойкилотермных мало целесообразно, ибо громадное большинство последних имеет постоянный рост. Поэтому в свое время я заменил [9] длинные и трудно воспринимаемые описания вычислениями индексов, как это уже давно практикуется у ихтиологов. Для этого пришлось выработать стандартную схему промеров [10,8], сокращенные обозначения которой приняты и в настоящей работе.

Однако дальнейшие исследования [5] выяснили, что прямое пользование индексами неправильно, так как большинство из них эволюционирует с возрастом. Кривые распределения и статистические константы (например средние или пограничные значения) индексов, построенные для разных популяций, обязаны своими различиями не расовым или видовым особенностям, а различному возрастному составу сравниваемых совокупностей. Ихтиологи обходят это затруднение, сравнивая лишь особей одного возраста. Отсутствие критериев для точного определения возраста отдельного экземпляра земноводных делает невозможным этот прием. Принимая, что общие размеры тела в среднем могут рассматриваться как суррогат относительного возраста, я показал [5] специфичность линий регрессий индексов на длину тела лягушки («эволюторные индексы»). Этот прием таит в себе широкие возможности.

Во-первых, по крайней мере для Rana ridibunda [7], точка перегиба линии регрессии совпадает с важными биологическими моментами (половое созревание). Во-вторых, и это более важно, рассмотрение этих линий регрессий отрывает от изучения привычных с т а б и л ь н ы х признаков и приводит к изучению динамики признаков. Пропорции взрослых имеют значение для таксономии организмов с конечным ростом, но применение этой методики к земноводным порождает большие затруднения. Регрессия промера или индекса на общую величину животного приближенно передает характер онтогенеза за определенный отрезок. Значит, оперируя линиями регрессий, можно использовать темп онтогенеза как систематический признак. Разумеется, мало целесообразно ограничиваться прямолинейными зависимостями и графиками. Только использование констант уравнений криволинейных регрессий с их вероятными или средними ошибками дает нужный результат.

Целью настоящей работы является, во-первых, продолжить исследование онтогенетической изменяемости индексов и, во-вторых, заложить основы рациональной системы трудной группы Rana temporaria.

Все промеры проводились на выдержанном [6] спиртовом материале. Для сокращения места в тексте употребляются стандартные сокращения наименований промеров [8]. Исходный материал составили 292 разновозрастных экземпляра Rana temporaria L., собранных одновременно летом 1934 г. в парке петергофского Биологического института (Старый Петергоф, Сергиевка). Пол определялся вскрытием.

2. Применение бисериальной корреляции позволяет выяснить отношение общей величины тела и отдельных индексов к полу у Rana temporaria:

| Признак | $r \pm er_r$ | | |
|---|---|---|---|
| L. | $0{,}00 \pm 0{,}06$ | L. o./L. tym. | $0{,}06 \pm 0{,}06$ |
| L./L. c. | $0{,}06 \pm 0{,}06$ | L./T. | $0{,}20 \pm 0{,}06$ |
| Sp. c. r./D. r. o. | $0{,}06 \pm 0{,}06$ | F./T. | $0{,}00 \pm 0{,}06$ |
| Lt. p./Sp. p. | $0{,}14 \pm 0{,}06$ | $D_1$p./C. int. | $0{,}27 \pm 0{,}05$ |

Значимыми можно признать только зависимости $\frac{L.}{T.}$ и $\frac{D_1p.}{C.\ int.}$. Среднее значение индексов в первом случае равно для всей совокупности 2,03, а для ♂♂ 2,01; во втором случае — 3,12 и 3,23 соответственно. Сравнение с Rana ridibunda [7] дает сходную картину. Только индекс $\frac{D_1p.}{C.\ int.}$ ведет себя особо: у Rana ridibunda его корреляция с полом дает $r = 0{,}03 \pm 0{,}06$. Значит признак внутреннего пяточного бугра ведет себя совсем по-другому. Зависимость $\frac{Lt.\ p.}{Sp.\ p.}$ от пола у Rana temporaria не может быть признана доказанной, но для Rana ridibunda соответствующая корреляция $0{,}19 \pm 0{,}06$. Можно думать, что в действительности этот индекс зависит от пола у обоих видов. В итоге следует признать, что во всех приведенных в данной работе индексах связь с полом столь ничтожна, что ею можно пренебречь в первом приближении.

Вычисление коррелированности индексов с общей длиной тела (L.) дает понятие о связи их с возрастом.

| Индекс | $\eta \pm er_\eta$ | | |
|---|---|---|---|
| L./L. c. | $0{,}74 \pm 0{,}05$ | L./T. | $0{,}37 \pm 0{,}03$ |
| Sp. c. r./D. r. o. | $0{,}26 \pm 0{,}04$ | F./T. | $0{,}41 \pm 0{,}03$ |
| Lt. p./Sp. p. | $0{,}25 \pm 0{,}04$ | $D_1$ p./C. int. | $0{,}30 \pm 0{,}04$ |
| L. o./L. tym. | $0{,}55 \pm 0{,}02$ | | |

Сравнение с Rana ridibunda [7] дает полное совпадение даже в абсолютных значениях коэффициентов, особенно если помнить, что $\eta \geqq r$, и принимать во внимание значение ошибок. Только корреляция $\frac{F.}{T.}$ с возрастом ($r = 0{,}19 \pm 0{,}05$) у Rana ridibunda заметно меньше, чем у Rana temporaria. Если вспомнить, что $r \leqq \eta$, то не трудно отыскать причину расхождения в методике вычислений. Итак, можно констатировать, как и утверждалось в начале данной статьи, что у обоих изученных видов Rana признаки эволюционируют с возрастом. Какова же форма этой эволюции, т. е. иначе, каков характер линий регрессий индексов на размеры тела?

Особенный интерес представляет онтогенетическая эволюция индексов $\frac{L.}{T.}$ и $\frac{L.}{L.\ c.}$. В первом случае у обоих изученных видов регрессия имеет форму параболы второй степени:

| Вид | Уравнение |
|---|---|
| Rana temporaria | $\frac{L.}{T.} = 2{,}47 - 0{,}018\ L. + 0{,}00017\ L.^2$ |
| Rana ridibunda | $\frac{L.}{T.} = 2{,}45 - 0{,}011\ L. + 0{,}00008\ L.^2$ |

Ошибки коэффициентов первого уравнения, вычисленные по способу Романовского [4], равны:

$$\sigma_a = \pm 0{,}0017; \quad \sigma_b = \pm 0{,}0004; \quad \sigma_c = \pm 0{,}00017.$$

Это, равно как и сравнение графиков (рис. 1), наглядно подтверждает мысль о специфичности темпов онтогенеза признаков. Нахождение минимального значения уравнения регрессии около L. = 50—55 мм позволяет предположить, что половозрелость Rana temporaria в окрестностях Ленинграда достигается именно при этой величине. Сказанное не противоречит наблюдениям в природе. Интересно, что богатый материал Марча (March [3]) дал аналогичный перелом для англий-

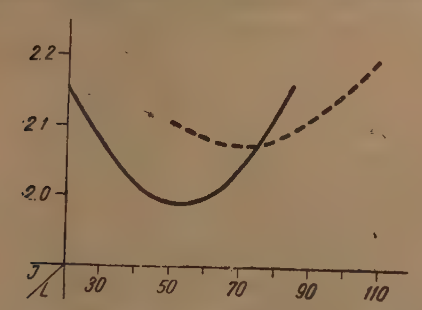


Рис. 1. Регрессия индекса L./T. на L. у Rana temporaria L. (сплошная линия) и Rana ridibunda Pall. (пунктир)

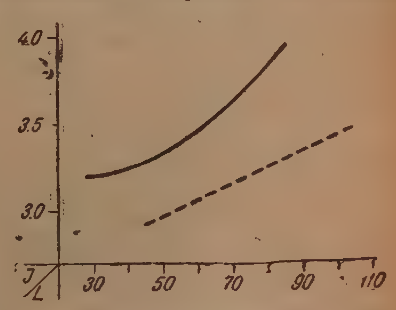


Рис. 2. Регрессия индекса L./L. c. на L. у Rana temporaria L. (сплошная линия) и Rana ridibunda Pall. (пунктир)

ских Rana temporaria при L. равном 45—50 мм. Однако разница могла быть за счет иного способа измерения. Стоит напомнить, что переломная точка соответствующей регрессии Rana ridibunda из Казани была установлена около L. = 60—70 мм. Еще большими кажутся отличия между видами, если сравнить регрессии индекса $\frac{L.}{L.\ c.}$ на L. (рис. 2). Здесь различными оказались не только коэффициенты, но на первый взгляд и сама форма линий: у Rana temporaria она отвечает параболе второй степени, а у Rana ridibunda — первой, т. е. прямой. Соответствующие уравнения будут:

| Вид | Уравнение |
|---|---|
| Rana temporaria . . . . | $\frac{L.}{L.\ c.} = 3{,}34 - 0{,}011\ L. + 0{,}002\ L.^2$ |
| Rana ridibunda . . . . . | $\frac{L.}{L.\ c.} = 2{,}52 + 0{,}0093\ L.$ |

Ошибки коэффициента первого уравнения будут: $\sigma_a = \pm 0{,}0032$; $\sigma_b = 0{,}0008$; $\sigma_c = 0{,}00033$. Из них видно, что все же уверенности в правильности определения степени параболы быть не может. Форма линий регрессий других индексов Rana temporaria на L. видна из сводного рис. 3.

3. Из предыдущего вытекает, что можно смело производить сравнение разновозрастных популяций с систематическими целями, оперируя линиями регрессий. Однако графическое сравнение последних недостаточно точно, хотя и допустимо, а вычисление уравнений регрессий и особенно ошибок их коэффициентов чрезвычайно трудоемко. Нет ли более простогс пути? Одновременно встает вопрос: нельзя ли выяснить, почему линия регрессии того или иного признака имеет ту или иную форму? Мне кажется, что решение может быть найдено, если обратиться к теории относительного роста Гёксли (J. Huxley [1, 2]). Этот исследователь и его последователи, как известно, показали, что в громад-

ном большинстве случаев общие размеры (линейные, объемные или весовые) всего тела и какой-либо его части могут быть связаны аллометрическим уравнением: $y = bx^{\alpha}$.

Здесь $y$ означает размеры части, а $x$ — размеры всего тела или «стандартного» (наиболее характерного для целого) промера. Коэффициент $b$ дает значение $y$ при $x = 1$. Значит его можно обозначить как показатель начальной величины. Показатель степени $\alpha$ наиболее интересен биологически, так как его величина передает темп относительного роста. Условимся именовать $\alpha$ константной равновесия. Можно различить три случая:

$$\alpha \begin{cases} > 1 & \text{положительная аллометрия,} \\ = 1 & \text{изометрия,} \\ < 1 & \text{отрицательная аллометрия.} \end{cases}$$

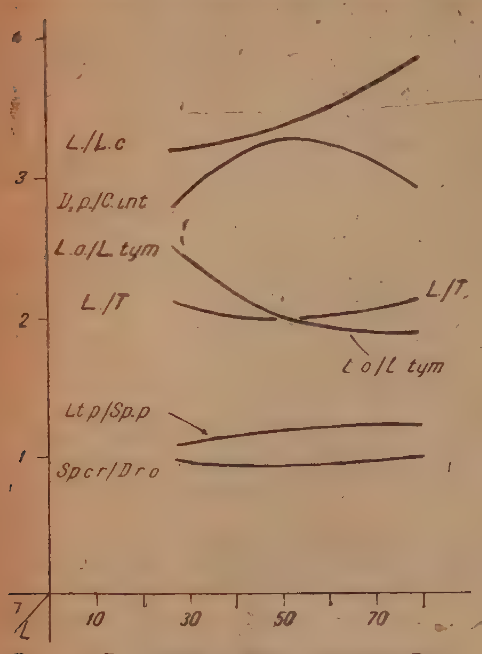


Рис. 3. Регрессии разных индексов Rana temporaria L.

В первом случае зависимая переменная растет быстрее целого, во втором — рост части и тела идет однородно, а в третьем случае часть отстает в своем росте от целого. Во всех случаях аллометрии изучаемый признак возрастает в своих абсолютных размерах. В противном случае говорят об энатиометрии, или отрицательном росте. Однако последний случай не имеет места у лягушек по окончании метаморфоза. Что представляет собой индекс с точки зрения теории относительного роста? Насколько мне известно, Гёксли не занимался этим вопросом, но решение получается без труда. Даны два признака одного организма: $y_1 = b_1 x^{\alpha_1}$ и $y_2 = b_2 x^{\alpha_2}$. Индекс, построенный из них, будет равен:

$$I = \frac{y_1}{y_2} = \frac{b_1 x^{\alpha_1}}{b_2 x^{\alpha_2}} = \frac{b_1}{b_2} x^{\alpha_1 - \alpha_2} = \beta x^{\gamma}.$$

В случае аллометрии всегда $\beta > 0$. Очевидно, что отношение констант равновесия признаков определяет значение $\gamma$ и через это ход кривой:

| $\alpha_1 \longleftrightarrow \alpha_2$ | $\gamma$ | Ход кривой |
|---|---|---|
| $\alpha_1 > \alpha_2$ | $> 0$ | Поднимается |
| $\alpha_1 = \alpha_2$ | $= 0$ | Идет горизонтально |
| $\alpha_1 < \alpha_2$ | $< 0$ | Опускается |

Значит, зная аллометрические уравнения составляющих признаков, можно предсказать поведение кривой любого индекса. Проделанные мной опыты обратного расчисления эволюторной кривой индекса, исходя из показателей начальной величины и констант равновесия состав-

ляющих признаков, дали вполне удовлетворительные результаты. Например, для индекса $\frac{L. o.}{L. tym.}$ применение метода оценки добротности

Таблица 1

| Эмпирическая линия регрессии | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Границы классов L. | | 30 | 35 | 40 | 45 | 50 | 55 | 60 | 65 | 70 | 75 | 80 | |
| L. c. | ♂ | 8,8 | 10,0 | 11,9 | 13,1 | 14,1 | 15,2 | 17,1 | 18,0 | 19,2 | 20,2 | [20,5] | — |
| | ♀ | 8,5 | 10,1 | 11,8 | 12,8 | 14,4 | 15,4 | 17,0 | 18,0 | 19,2 | 20,2 | 20,0 | 21,5 |
| D. r. o. | ♂ | 4,5 | 4,7 | 5,5 | 5,8 | 6,3 | 6,9 | 7,6 | 8,0 | 8,6 | 9,0 | [8,5] | — |
| | ♀ | 4,0 | 4,6 | 5,4 | 6,0 | 6,7 | 7,1 | 7,7 | 7,9 | 8,6 | 8,8 | 8,9 | 8,5 |
| Sp. c. r. | ♂ | 4,2 | 4,7 | 5,0 | 5,7 | 6,1 | 6,5 | 7,2 | 7,6 | 8,0 | 8,4 | [8,5] | — |
| | ♀ | 3,7 | 4,4 | 5,1 | 5,5 | 6,4 | 5,5 | 7,1 | 7,6 | 8,2 | 8,5 | 8,9 | 7,5 |
| L. o. | ♂ | [3,5] | 3,5 | 3,9 | 4,5 | 4,7 | 5,2 | 5,4 | 6,0 | 6,4 | 7,7 | 6,5 | — |
| | ♀ | 3,5 | 3,7 | 4,1 | 4,6 | 4,8 | 5,4 | 5,7 | 6,2 | 6,4 | 6,7 | 6,7 | 6,5 |
| Lt. p. | ♂ | 2,2 | 2,8 | 3,0 | 3,4 | 3,6 | 4,0 | 4,2 | 4,6 | 4,8 | 4,9 | 5,2 | — |
| | ♀ | 2,4 | 2,7 | 3,1 | 3,5 | 3,5 | 4,1 | 4,1 | 4,6 | 4,8 | 4,8 | 5,4 | 5,8 |
| Sp. p. | ♂ | 2,6 | 2,3 | 2,9 | 3,1 | 3,3 | 3,5 | 3,9 | 3,9 | 3,9 | 4,2 | 3,8 | — |
| | ♀ | 2,4 | 2,6 | 3,1 | 3,2 | 3,4 | 3,5 | 3,9 | 4,1 | 4,4 | 4,8 | 4,4 | 5,8 |
| L. tym. | ♂ | 1,4 | 1,7 | 2,0 | 2,3 | 2,4 | 2,6 | 3,0 | 3,6 | 3,9 | 4,2 | 3,8 | — |
| | ♀ | 1,4 | 1,7 | 2,1 | 2,2 | 2,4 | 2,5 | 3,1 | 3,4 | 3,5 | 3,6 | 4,2 | 3,8 |
| F. | ♂ | 12,5 | 12,5 | 16,7 | 20,0 | 22,2 | 23,2 | 27,8 | 29,5 | 31,9 | 34,6 | 32,5 | — |
| | ♀ | 12,5 | 14,4 | 17,5 | 19,6 | 22,1 | 23,2 | 26,2 | 28,3 | 31,1 | 32,9 | 33,5 | 37,5 |
| T. | ♂ | 12,5 | 16,7 | 18,6 | 20,7 | 22,8 | 27,1 | 28,6 | 31,2 | 33,1 | 37,2 | 37,5 | — |
| | ♀ | 12,5 | 17,1 | 18,2 | 21,6 | 23,9 | 26,4 | 27,9 | 31,0 | 32,7 | 34,3 | 37,5 | 37,5 |
| $D_1$ p. | ♂ | 3,5 | 3,5 | 4,6 | 5,3 | 6,0 | 6,9 | 7,6 | 7,8 | 8,5 | 9,3 | 8,5 | — |
| | ♀ | 3,2 | 3,6 | 4,3 | 5,1 | 5,9 | 6,7 | 7,1 | 7,7 | 8,1 | 8,4 | 9,1 | 10,5 |
| C. int. | ♂ | 1,2 | 1,3 | 1,6 | 1,8 | 1,9 | 2,1 | 2,4 | 2,6 | 2,9 | 3,1 | 3,2 | — |
| | ♀ | 1,2 | 1,4 | 1,6 | 2,0 | 1,8 | 2,2 | 2,5 | 2,6 | 2,9 | 2,8 | 3,2 | 3,2 |
| f. | ♂ | 3 | 6 | 18 | 14 | 15 | 13 | 13 | 15 | 25 | 14 | 1 | — |
| | ♀ | 4 | 13 | 15 | 17 | 11 | 14 | 12 | 31 | 21 | 11 | 5 | 1 |

выравнивания («*хп* квадрат») дает $P > 0{,}99$. Как же, однако, с изложенной точки зрения можно расшифровать параболические кривые онтогенетической эволюции индекса? Очевидно, в первой ветви таковых $\gamma < 0$, а потом $\gamma > 0$. Перед нами случай изменения константы равновесия в связи с половым созреванием.

В итоге, учитывая, что вычисление логарифмированного аллометрического уравнения очень несложно, можно во многих случаях спокойно отказаться от операций с индексами.

4. Эмпирические линии регрессии абсолютных размеров (в мм) на L. для Rana temporaria приводятся в табл. 1. Последние две строчки табл. 1 дают число изученных экземпляров. Вычисление соответствующих аллометрических уравнений дает табл. 2.

Проектируя осередненные значения константы равновесия на контуры тела лягушки, можно установить нарастание темпа относительного роста при движении от переднего конца тела к заднему (рис. 4). Это совпадает с так называемым «law of antero-posterior development», установленным для эмбрионов кошки и других объектов [3]. «Закон» этот, повидимому, является лишь выражением филогенетически большей древности и большей дифференцированности головы.

Изучение лишь немногих внешних признаков мешает окончательно-

Таблица 2

| Промеры | Пол | $\log b$ | $\sigma_{\log b}$ | $\alpha$ | $\sigma_\alpha$ |
|---|---|---|---|---|---|
| L. c. | ♂ | $\bar{1}$,7374 | 0,0150 | 0,849 | 0,012 |
| | ♀ | $\bar{1}$,7335 | 0,0131 | 0,849 | 0,010 |
| D. r. o. | ♂ | $\bar{1}$,5219 | 0,0116 | 0,774 | 0,009 |
| | ♀ | $\bar{1}$,5001 | 0,0148 | 0,783 | 0,001 |
| Sp. c. r. | ♂ | $\bar{1}$,5284 | 0,0076 | 0,754 | 0,006 |
| | ♀ | $\bar{1}$,4142 | 0,0148 | 0,819 | 0,011 |
| L. o. | ♂ | $\bar{1}$,2555 | 0,0274 | 0,854 | 0,021 |
| | ♀ | $\bar{1}$,4694 | 0,0093 | 0,733 | 0,011 |
| Lt. p. | ♂ | $\bar{1}$,2523 | 0,0120 | 0,783 | 0,009 |
| | ♀ | $\bar{1}$,3101 | 0,0149 | 0,750 | 0,011 |
| Sp. p. | ♂ | $\bar{1}$,5454 | 0,0252 | 0,581 | 0,019 |
| | ♀ | $\bar{1}$,4094 | 0,0178 | 0,674 | 0,014 |
| L. tym. | ♂ | $\bar{2}$,5066 | 0,0271 | 1,134 | 0,021 |
| | ♀ | $\bar{2}$,7442 | 0,0251 | 0,986 | 0,019 |
| F. | ♂ | $\bar{1}$,4747 | 0,0167 | 1,115 | 0,017 |
| | ♀ | $\bar{1}$,6756 | 0,0094 | 0,993 | 0,007 |
| T. | ♂ | $\bar{1}$,6524 | 0,0188 | 1,030 | 0,014 |
| | ♀ | $\bar{1}$,7825 | 0,0141 | 0,952 | 0,011 |
| $D_1$ p. | ♂ | $\bar{2}$,9764 | 0,0203 | 1,074 | 0,016 |
| | ♀ | $\bar{2}$,9669 | 0,0190 | 1,068 | 0,014 |
| C. int. | ♂ | $\bar{2}$,5829 | 0,0159 | 1,024 | 0,012 |
| | ♀ | $\bar{2}$,7647 | 0,0252 | 0,920 | 0,019 |

му установлению местоположения главного ростового центра лягушки. Для этого необходимо изучить аллометрию ее скелета и внутренних органов.



Рис. 4. Ориентировочное распределение ростовых градиентов на теле Rana temporaria L. Чем темнее тон, тем больше значение константы равновесия. Передние конечности не изучены

## Выводы

1. Путь к дальнейшему прогрессу систематики лежит в отказе от стабильных признаков и переходе к динамическим— к специфике онтогенеза признаков.

2. Форма кривой онтогенетической эволюции индекса определяется отношениями констант аллометрических уравнений, составляющих индекс признаков.

3. Для практики систематического описания все признаки делятся на три категории: a) онтогенетически неизменные подлежат описанию обычными биометрическими методами ($M$, $\sigma$, $er$); b) эволюирующие с возрастом: α) не связанные с половозрелостью описываются аллометрическим уравнением; β) связанные с половозрелостью должны быть изучаемы методом эволюторных индексов.

4. Связь индексов с полом у Rana temporaria L. и Rana ridibunda Pall. однотипна, исключая отношение длины первого пальца задней ноги к длине внутреннего пяточного бугра.

5. Корреляции индексов с длиной тела у Rana temporaria L. и Rana ridibunda Pall. одинаковы.

6. Индекс, получаемый делением длины тела на длину голени, у обоих изученных видов Rana дает в онтогенезе опрокинутую параболу, минимум которой совпадает с половым созреванием. Для Rana

temporaria L. из окрестностей Ленинграда указанный минимум отвечает примерно 50—55 мм длины тела.

7. Величина констант равновесия наружных признаков Rana temporaria L. в среднем возрастает от переднего конца тела к заднему.

**Литература**

1. Huxley J. S., Problems of Relative Growth, 1932.—2. Huxley J. S. a. Teissier G., Terminology of Relative Growth. Nature, vol. 137, No. 3471, 1936.—3 March F., Relative Growth in Amphibia, Proc. Zool. Soc. London, Ser. A. 1937.—4. Романовский, Элементы теории корреляции, 2-е изд., 1928.—5. Терентьев П. В., Метод индексов в систематике, Известия Академии Наук СССР, № 6, 1936.—6. Терентьев П. В., К вопросу о взаимоотношении веса и размеров у Amphibia, Известия Академии Наук СССР, № 6, 1936.—7. Терентьев П. В. Корреляция индексов Rana ridibunda. Зоологический журнал, т. XXII вып. 5, 1943.— 8 Терентьев П. В. и Чернов С. А.. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР, 2-е изд., 1940.— 9. Terentjev P. V., Bemerkungen über die Systematik und Verbreitung der grünen Frösche, Zoolog. Anzeiger, Bd. 74, 1927.—10 Terentjev. P. V., Biometrische Untersuchungen über die morphologischen Merkmale von Rana ridibunda Pall., Biometrika, vol 23, 1931.

---

## THE INDEX METHOD AND THE RELATIYE GROWTH OF RANA TEMPORARIA L.

**P. V. TERENTIEV**

**Leningrad State University**

### Summary

1. The road towards the progress of systematics lies in renouncing stable characters and in turning to the dynamic ones, to the specifity of the ontogenesis of characters.

2. The shape of the curve of the onthogenic evolution of an index is determined by the ratios of the constants of allometric equations composing the index of the character.

3. For the practical purposes of systematic description all the characters are subdivided into three categories:

a) ontogenetically unchangeable characters, which should be described with the aid of the usual biometric methods (*M*, σ, *er*);

b) characters evoluating with age: α) those not bound with sexual maturing, to be described by an allometric equation; β) those bound with sexual maturing, to be studied by the method of evolutory indices.

4. The connection of indices with sex in Rana temporaria L. and Rana ridibunda Pall. is of one type with the exception of the ratio of the length of the first toe of the posterior limb to that of the inner metatarsal tubercle.

5. The correlations of the indices to body length in Rana temporaria L. and Rana ridibunda Pall. are similar.

6. The index obtained by dividing the length of the body by the length of the tibia produces in the onthogeny of both investigated species of Rana an overturned parabola, the minimum of which coincides with sex maturity. In Rana temporaria L. from the Leningrad area this minimum corresponds to a body length of about 50—55 mm.

7. The value of the equilibrium constants of the external characters increases in Rana temporaria L., on the average, from the anterior towards the posterior end of its body.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ОБРАЗУ ЖИЗНИ СЕРОЙ КРЫСЫ (RATTUS NORVEGICUS BERKENH.) ЛЕСНОГО РАЙОНА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ РСФСР

Д. С. АЙЗЕНШТАДТ

Санитарно-эпидемиологическая лаборатория (начальник — Г. А. Ваклейгер)

## 1. Введение

Данные по образу жизни серой крысы вне населенных пунктов сравнительно невелики. Опубликованы лишь некоторые наблюдения, сделанные над пасюком-карако (Rattus norvegicus caraco Pall.) на Дальнем Востоке (Кащенко [8], Плятер-Плохоцкий [13]) и туркестанской крысой (Rattus turkestanicus Satun.) в Средней Азии (Кашкаров, 1926).

По сводке Аргиропуло [1], пасюк проник на территорию России в конце XVIII и начале XIX вв. и начал продвигаться на восток, заселяя все большие и большие пространства. Основные направления прежнего расселения серой крысы шли по водным путям сообщения, а с развитием железнодорожного транспорта и по железным дорогам. Серая крыса легко приспосабливалась к новым местообитаниям, и ареал расширялся необычайно быстро. В продвижении серой крысы на восток известны следующие даты [1]: начало XIX в. — проникла в Россию; середина XIX в. — отмечена на Волге; конец XIX в. — отмечена в Тюмени и Тобольске.

Безусловно основную роль в освоении серой крысой континентов обоих полушарий играла ее тесная связь с человеком. Вместе с тем в известных условиях пасюк жил и вне населенных пунктов. Серые крысы в пределах нашего Союза освоили болота Колхиды, леса Азербайджана, тайгу Дальнего Востока (Кащенко [8], Плятер-Плохоцкий [13], Аргиропуло [1]).

С эпидемиологической точки зрения расселение серой крысы представляет несомненно серьезную опасность. Способность крыс болеть хронической формой таких заболеваний, как чума, туляремия, инфекционная желтуха, эндемические сыпнотифозные лихорадки, содоку и т. д., сделала ее во многих случаях одним из основных звеньев сохранения и передачи этих заболеваний.

Не может быть сомнения, что широким распространением целого ряда инфекций мы обязаны серой крысе. Мы знаем, например, что крысы всегда вовлекаются в эпизоотию чумы вне зависимости от места их обитания (Китай, Индия, Египет, Одесса, Батуми, Париж, Калифорния, Эквадор).

На огромном пути своего расселения серая крыса встречала энзоотические очаги других инфекций и включалась в циркуляцию инфекции в природе. Примером такого вовлечения серых крыс и домовых мышей в распространение инфекций, резервуаром которых являются дикие виды грызунов, могут служить данные по одной эпизоотии туляремии в Предкавказье (Тер-Вартанов, Захарченко, Иофф и др. [16]). В этом случае из 2271 исследованных домовых мышей туляремия была обнаружена в 49 случаях (2,1%) и из 166 серых крыс в 8 случаях (4,8%).

В ряде случаев серая крыса являлась распространителем зоонозов диких животных, а в дальнейшем становилась причиной отдельных вспышек и даже возникновения эндемичности на новых местах. Калифорнийский чумный очаг на Citellus beechey и других видах диких грызунов возник в связи с заражением сусликов от серых крыс (Калабухов и Раевский [6]). При этом важно учесть, что второй грызун-космополит — домовая мышь, также тесно связанный с человеком, составляет с серой крысой базу для возникновения очага любой инфекции, распространяемой грызунами.

Таким образом, вместе с человеком распространялся зооценоз, представлявший потенциальный очаг со всеми его компонентами. Основной хранитель — серая крыса; «горючий материал» — домовая мышь и переносчики — блохи, вши и клещи грызунов. При этом некоторыми видами эктопаразитов эти грызуны обогащались дополнительно от местной фауны, так же, как возникал контакт с местными видами двукрылых.

Таким примером возникновения эпизоотии среди крыс и мышей может служить заражение их от завезенного инфицированного зерна в Закавказье в 1941 г. Это вызвало в одном из городов эпизоотию туляремии среди них.

Особенно возрастает опасность широкого расселения и массового размножения серых крыс в военное время. Необходимость сооружения примитивных жилищ и складов, невозможность достаточно хорошо защитить продовольствие и фураж, неизбежные потери его,— все это создает благоприятные условия обитания серой крысы; наконец, трупы людей и животных являются обильной кормовой базой для этого грызуна.

Войны издавна способствовали расселению серой крысы и сопровождались подъемом численности ее в районе военных действий. Кащенко [8] пишет о том, что серая крыса появилась на транссибирской железной дороге только тогда, когда на нее хлынул поток грузов во время русско-японской войны, т. е. спустя 10 лет после постройки дороги. Известно также широкое распространение серых крыс в траншеях на разных фронтах в первую мировую войну (Окуневский [10]).

Тем не менее мы не имеем в литературе исследований, посвященных расселению серой крысы и борьбе с ней в сложных условиях военной обстановки. Поэтому мы считаем необходимым изложить некоторые данные, полученные нами по этому вопросу.

## 2. Данные по распространению, размножению и численности серой крысы

Склонность серых крыс расселяться в определенные сезоны года из жилищ человека и обживать самые разнообразные стации была отмечена биологами уже давно. В своей сводке Аргиропуло [1] указывает, что серая крыса, обитая исключительно в жилье человека, лишь в летнее время уходит недалеко от жилья и поселяется в близлежащих огородах и пустырях, часто селясь и роя простые норы по берегам ручьев, протекающих через селения. Хорошо известны факты заселения крысами скирдов в осенне-зимний период на определенный срок (Фенюк [17], Винэбльс и Лесли [18]). Кузнецов (личное сообщение) отметил дальнейший этап освоения серой крысой естественных местообитаний. В течение ряда лет он наблюдал колонию серых крыс на берегу речки в Лосиноостровском лесничестве на расстоянии 2,5—3,0 км от ближайшей деревни. Наконец для дальневосточного пасюка-карако обитание в «диком» состоянии является весьма характерной экологической особенностью. Его можно встретить в глухой тайге, где поблизости, на радиусе 20—30 км, нет человеческого жилья (Плятер-Плохоцкий [13]).

Населенные пункты лесного района северо-западной части РСФСР, в котором проводились наши исследования, издавна были заселены серой крысой. Этому способствовало водное сообщение по судоходной реке, затем постройка железных дорог, прорезавших район в нескольких направлениях, а также развитие торфо- и лесоразработок.

Эти очаги и явились центрами, из которых серая крыса расселилась по всему району в период развития военных действий. Процесс этот шел довольно быстро. По имеющимся данным, серой крысе потребовалось около года для того, чтобы пройти из этих пунктов в леса и освоить расположенные там жилища и склады, причем ею было преодолено по прямой более 20 км.

Необходимо отметить, что быстроте распространения серой крысы по отдельным направлениям способствовал целый ряд обстоятельств. Сюда относится устройство больших складов, разгрузочных площадок на железных дорогах и т. п., которые привлекали крыс и служили впоследствии новыми центрами расселения.

Путями расселения серой крысы были в основном реки, ручьи, канавы и проезжие дороги. Можно было наблюдать дальние переходы серых крыс по берегам водной системы. Реки, ручьи, канавы, кроме удобства свободного и быстрого передвижения по берегам их, предста-

вляют обильную пищу в виде естественных животных и растительных кормов. Проезжие дороги и настилы являются также удобными в отношении продвижения путями и представляют пищу в виде непереваренных зерен в навозе, просыпанного фуража, продуктов и т. д.

Встречая близ дорог землянки, дзоты, серая крыса в них обосновывалась даже в том случае, если они были одиночными. Так например, дзот-хлебохранилище на проезжей дороге, удаленный на 3—5 км от населенных пунктов и от водной системы, оказался заселенным серой крысой.

Большую роль играли, конечно, разрушения населенных пунктов в ходе военныых действий и эвакуация скота в тыл. Но несмотря на то, что большое количество населенных пунктов сохранилось и было обитаемым, численность серой крысы в них была гораздо ниже, чем в лесу.

Отмечены сезонные изменения в распространении серой крысы, которые вместе с данными по размножению объясняют ход ее расселения и дают предпосылки для организации дератизационных мероприятий.

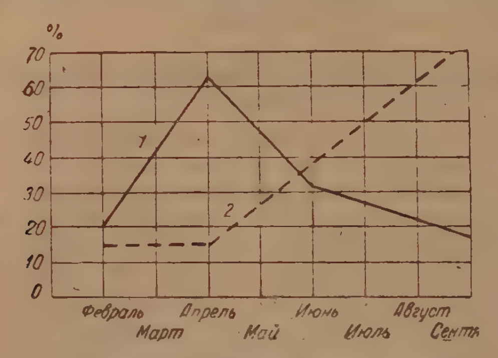



**Рис. 1. Динамика размножения серой крысы в условиях леса в 1943 г.**

*1* — процент беременных самок; *2* — процент молодняка в составе популяции

Как показывают полученные нами данные, размножение серой крысы в этих условиях происходит почти непрерывно в течение целого года, хотя интенсивность размножения в весенне-летний период сильно возрастает (рис. 1). В мае-июне, с началом интенсивного размножения, происходит расселение молодняка. В это время заселяются вновь выстроенные блиндажи, землянки и склады. Часть питания крыс в этот период составляют зеленые части растений и семена хвойных (до 30%) даже у крыс, живущих в блиндажах и землянках), как это удалось установить на основании вскрытия желудков. Расселившийся молодняк переходит целиком или почти целиком на естественный животный и растительный корм.

В землянках и блиндажах на участках, уже освоенных серой крысой, обитают главным образом старые, перезимовавшие экземпляры. В основном же крысы рассредоточены в окрестностях этих сооружений. Норы устраиваются под корнями деревьев. На группе землянок нами в летний период почти полностью было истреблено крысиное население. Через 10 дней поголовье крыс достигло прежнего числа за счет пришельцев из окружающего леса.

С похолоданием интенсивность размножения серых крыс снижается и происходит сосредоточение их в землянках, блиндажах и на складах. Процент молодняка в составе крысиного населения этих объектов резко возрастает (рис. 1). В зимних условиях серые крысы устраивают-

свои норы и гнезда главным образом в рыхлом, хорошо прогреваемом слое земли, покрывающем накаты крыш, землянок и блиндажей.

Из почвенно-растительных типов, характеризующих данный район, серая крыса наиболее многочисленна в ельнике (кисличнике и разнотравнике) на слабо заболоченной почве и в сосновом бору (верещатнике) на песчаных возвышенностях. Вообще же она обитает на всех стациях и даже сфагновое болото в отдельных случаях заселяется ею. По данным нашего обследования максимальный вылов крыс дуговыми капканами № 0 без приманки, но с перезарядкой (в течение ночи крысы, попавшие в капканы, извлекались, и капканы заряжались снова), был следующий: 1) ельник на заболоченной почве — на 20 капканов 36 крыс; 2) сосновый бор на песчаном всхолмлении — на 20 капканов 14 крыс.

В истории развития вида R. norvegicus Berkenh. безусловно играла известную роль тесная связь с водой. На это указывают наличие рудимента плавательной перепонки, влаголюбивость, выражающаяся в частности в известном явлении ежедневных передвижений на водопой (Архипианц [1]). У дальневосточного подвида серой крысы R. norvegicus caraco эта влаголюбивость выражена еще в большей степени. Он селится близ воды (например на рисовых плантациях), устраивая норы на берегу, хорошо плавает и ныряет.

Переходя к распространению серых крыс в сооружениях, нужно несколько слов сказать об основных типах их конструкции в наших условиях. Мы берем крайние типы.

1. Землянка (дзот, блиндаж) — врыта в землю целиком. На крыше накат из бревен, камней, рельсов, покрытый толстым слоем земли. При сильной заболоченности вода систематически вычерпывается из-под пола. Пол выемной. Серая крыса делает норы в стенах и главным образом в накате крыши. Особенно стремится она сюда зимой, когда этот слой хорошо прогревается. Выходы нор в амбразуре, у дверей и, реже, по бокам землянки.

2. Сруб — надземная постройка, стены окапываются валом земли. Пол также выемной. Серая крыса обитает главным образом под полом. Выходы нор вокруг сруба в описанном вале земли, чаще всего по углам строения. Если под полом вода, гнезда устраиваются в валике земли или на уступах бревен под полом, чаще всего около печки. Некоторые срубы имеют стенки из двух рядов бревен, между которыми насыпана земля. В таком случае условия гнездовья особенно благоприятны.

Абсолютную численность серых крыс можно показать на следующих данных (летний период): группу в 12 землянок заселяло более 30 серых крыс, кроме того найдено гнездо с 14 детенышами. Гораздо больше крыс на складских и пищевых объектах. Так, склад муки в лесу заселяло более 150 серых крыс. Процент вылова на дуговые капканчики без приманки составлял в этот период 60—65.

### 3. Борьба с крысами

Исходя из наших данных, мы пришли к выводу, что основные истребительные мероприятия против серой крысы в наших условиях необходимо проводить в позднеосенний и зимний периоды. Это обусловливается следующими моментами: 1) с похолоданием крысы концентрируются у жилищ и складов; 2) обитают главным образом в крыше землянок и блиндажей; 3) почти отсутствует дополнительное питание за счет естественных растительных и животных кормов; 4) наиболее эффективно применение отравленных приманок; 5) на снегу хорошо заметны следы и норы крыс, по которым можно установить очаги. Все это облегчает борьбу с пасюком и повышает эффективность мероприятий. В равной мере наиболее благоприятными периодами для органи-

зации борьбы с другими мышевидными грызунами также являются осень и зима (Калабухов [7], Инструкция ГВСУ [5]).

В процессе работы нами были испытаны методы защиты от серых крыс продуктов, а также съедобных отбросов в условиях фронтовой обстановки. Наиболее широкий контакт серой крысы с продуктами питания происходит там, где она имеет легкий доступ к индивидуальным запасам продуктов (хлеб, сахар и т. д.). Нами применялась наиболее простая защита продуктов — содержание их в плотно закрывающейся металлической таре (котелки) и подвешивание их в вещевых мешках к потолку на расстоянии 40 см от стен. Все же наиболее надежным способом предохранения личных запасов оказалось устройство специальных настенных ящиков для продуктов. В полевых условиях для этой цели легко приспособить ящики из под мин и патронов.

Вторым пунктом, где происходит контакт крыс с продуктами, являются кухня и мелкие склады. Количество продуктов здесь обычно небольшое, но открытое хранение их и обилие отбросов привлекают большое количество серых крыс. Установлено, что наиболее рациональным в этих условиях является хранение продуктов в плотно сколоченных ларях с хорошо пригнанной крышкой. При этом ларь (сундук) ставится на некотором возвышении, чтобы крысы не могли гнездиться под ним.

Большое значение в снижении поголовья крыс имела очистка территории, а также устройство помойной ямы для отбросов. Так как устроить на помойной яме плотно закрывающуюся крышку чаще всего невозможно, мы практиковали заливание содержимого ямы 10% раствором хлорной извести (возможно применение любых отпугивающих средств) и ежедневное засыпание слоем земли.

Наиболее трудно защитить от серых крыс большие продовольственные и фуражные склады. Большею частью это расположенные в лесу постройки временного типа. На ряде подобных объектов были устроены стеллажи для хранения продуктов. Нижняя полка стеллажа была приподнята от земли на столбах высотой в 0,75 м. На каждый столб прикреплялась жестяная воронка (зонтик) раструбом вниз, чтобы крысы не могли подняться по столбу. Стеллажи отстояли от стен на 40 см. Все же во многих случаях эти трудоемкие работы не оправдывали себя, так как крысы поднимались на крышу и оттуда спрыгивали на полки. Чаще всего это происходило на складах, которые были врыты в землю. Хотя описанные стеллажи и не везде эффективны, продукты на складе должны храниться на полках высотой в 40 см, чтобы облегчить борьбу с грызунами и лишить их возможности устраивать гнезда под продуктами и фуражом.

Необходимо было найти способ полного ограждения объекта, подобно издавна рекомендованному окапыванию кольцевой канавой. В наших условиях соорудить канаву не представлялось возможным ввиду заболоченности почвы, кроме того канава, даже больших размеров, не является препятствием для крыс. Так, несколько складов продовольствия, расположенных на песчаной возвышенности, были окопаны канавой глубиной в 80 см, шириной по верху 50 см и по дну 60 см, с ловчими ямами. Для крыс канава препятствием не явилась, и уже через день были обнаружены норы, ведущие из канавы в склад. Тогда мы поставили в нескольких местах канавы бочки-самоловки, исходя из того, что часть крыс использует их как мостики для прохода и попадет в ловушку. Но и это мероприятие оказалось мало эффективным (на 3 бочки за несколько дней было выловлено всего 5 крыс).

В условиях болотистой местности чрезвычайно эффективным оказался метод облова огороженного досчатым забором объекта бочками-самоловками. Таким образом был разрешен вопрос полного ограждения

объекта и в то же время была создана огромная ловушка, истребившая крыс, живших на складе и стремившихся к нему извне.

Вокруг склада был сооружен досчатый забор высотой в 0,75 м, поверх которого прокладывалась доска, с тем, чтобы крысы не перелезали через забор (рис. 2). Против входа в склад была устроена калитка того же строения, открывавшаяся только в рабочее время. В четырех местах в заборе были прорезаны ходы для крыс, против которых, на внутренней стороне, вкопаны бочки-самоловки с вертящейся крышкой.

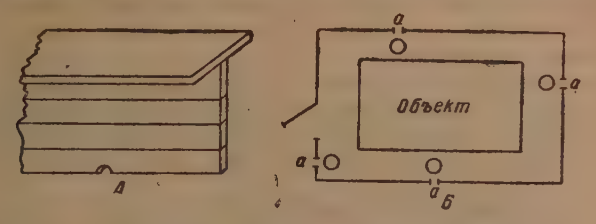



Рис. 2. Ограждение объекта досчатым забором и установка бочек самоловок. *А* — деталь забора; *Б* — объект, обнесенный забором; *а* — бочки самоловки

Опыт 1. Забор описанного устройства сооружен вокруг склада муки, расположенного в лесу. Общая длина забора около 24 м. В первый день отлова было выловлено 44 крысы, во второй — 25, в третий — 18, в четвертый — 15, в пятый — 14, в шестой — 19, в седьмой — 17, а всего за семь дней 152 экземпляра.

Опыт 2. Вокруг продсклада сооружен забор всего 50 см высотой (за отсутствием материала). В первый день отлова выловлено 12 крыс, во второй — 5, в третий — 3, в всего 20 экземпляров.

Следует отметить, что на втором объекте было гораздо меньше крыс. Мы привели этот пример, чтобы показать, что забор даже неполного профиля дает высокую эффективность.

Описанный метод является единственно приемлемым в условиях заболоченной местности, а высокая эффективность позволит, при наличии материала, широко применять его для истребления крыс.

Еще одно соображение заставляет обратить серьезное внимание на этот способ. Осенний период является наиболее напряженным в смысле проведения дератизационных мероприятий. Именно в это время целый ряд мышевидных грызунов, в том числе и крысы, стремится к стогам, жилым объектам и к складам. Широко распространенный способ защиты объектов кольцевой канавой затруднен, так как канавы размываются дождями, а затем засыпаются снегом. Сооружение снежно-ледяной стенки в этот период еще невозможно.

Следует предполагать, что в зимних условиях возможно также удачно комбинировать бочки-самоловки со снежно-ледяной стенкой.

**Истребление серых крыс 20 ловушками «Геро»**

| Месяц | Количество объектов | Количество истребленных крыс |
|---|---|---|
| III . . . . . . | 4 | 133 |
| IV . . . . . . | 2 | 96 |
| V . . . . . . | 3 | 90 |
| VI . . . . . . | 2 | 122 |
| VII . . . . . | 3 | 189 |
| VIII . . . . . | 2 | 95 |
| Всего . . | 16 | 725 |

В течение всего времени работы применялись бочки-самоловки, падающие площадки (по Шепелеву, 1941) и дуговые капканы. При применении давилок «Геро» особое внимание было обращено на содержание их в чистоте и смену приманки. Применение этих ловушек дало хорошие результаты (см. табл.). Ловушки были изготовлены из подручных материалов.

Исключительно эффективно использование для истребления серых крыс дуговых капканчиков № 0 и № 1. Капканчики расставлялись у нор крыс без приманки и привязывались на проволоке. Процент вылова на дуговые капканчики в среднем составляет 50—60. При высокой численности серой крысы капканчики за ночь несколько раз перезаряжались. Так например, на одном из объектов на 20 капканчиков за ночь было выловлено 36 крыс.

Изготовить капканчики самостоятельно не представляется возможным; при организации планового снабжения необходимо учесть эту высокоэффективную ловушку.

Как указывалось выше, в весенне-летний период крысы часто устраивают гнезда под полом, особенно в срубах. Эта особенность размещения выводков позволяет истреблять молодняк, вынимая пол. Проще всего наличие выводка устанавливается по писку, раздающемуся в часы затишья.

Были также поставлены опыты истребления серой крысы сухими отравленными приманкам на углекислом барии. Баритовые галеты были изготовлены по рецепту, испытанному НИИСИ (Калабухов [7]) и затем рекомендованному Инструкцией ГВСУ [5] : 1 часть углекислого бария, 4 части мякиша хлеба. Вес галет — 1,0—1,5 г; их слегка поджаривали на жире.

Опыт 1. Перед затравкой проведен полный комплекс профилактических мероприятий. Приведены в порядок помойные ямы, защищены продукты в землянках, на кухне и т. д. (см. выше). До обработки на 10 учетных землянках (в том числе кухня и склад) было забито 46 нор, из которых на следующий день открылось 36. Затравлено 36 открывшихся нор. На второй день открылось 14 (найдена одна павшая крыса). На третий день открылось только 8 нор (найдена одна павшая крыса). Показательно, что крысы перестали появляться на складе, где до этого они обнаруживались каждую ночь.

Опыт 2. Аналогичная работа была проведена на другой группе объектов. До затравки вокруг 10 учетных землянок была забита 31 нора, на следующий день открылось 24 норы, в которые и была заложена отравленная приманка. На второй день открылось 13 нор и на третий день 9 нор.

Итак, через двое суток после затравки гибнет около 70% серых крыс. Аналогичные данные получены Калабуховым [7] при истреблении полевок (62,8%).

Отравленная приманка раскладывалась непосредственно в норы. Применение при раскладке приманок жестяных банок с прорезанным отверстием (Калабухов [7], Инструкция ГВСУ [5]) не оправдалось — видимо вследствие крайней осторожности серых крыс.

Все приведенные нами данные говорят о том, что особенности образа жизни серой крысы вне населенных пунктов, в лесной зоне северо-западной части РСФСР не только представляют интерес для биолога, но и позволяют наметить возможные пути борьбы с ними в сходных условиях и в других районах нашей страны.

## Литература

1. Аргиропуло, Мыши фауны СССР (Сем. Muridae), т. III, вып. 5, Ленинград, 1940.—2. Архипианц, Практическое руководство по дератизации, 2-е изд., Ленинград, 1939.—3. Беньяминсон и Соколов, Пособие по борьбе с грызунами в населенных пунктах, Москва, 1939.—4. Виноградов, Грызуны (Млекопитающие СССР), Ленинград, 1933.—5. Инструкция ГВСУ КА по борьбе с мышевидными грызунами, Москва, 1943.—6. Калабухов и Раевский, Экологические особенности малого суслика в различные периоды годового цикла, Вестник микробиологии и эпидемиологии, XV, 1, 1936.—7. Калабухов, Система мероприятий по борьбе с грызунами в очагах туляремии, Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии, № 7—8, 1943.—8. Кащенко, Крысы и заместители их в западной Сибири и Туркестане, Ежег. Зоологического музея АН, т. XVII, № 3—4, 1912.—9. Кузнецов, Предварительный обзор стационарного распространения позвоночных в Погонно-Лосиноостровском лесничестве, Труды по лесному опытному делу, вып. 1, 1928.—10. Окуневский, Дезинфекция, дезинсекция, дератизация, т. IV, 1936.—11. Орлов, и Лонзингер, Методика количественного учета лесных Micromammalia, Уч. записки СГУ.—12. Орлов, Лысенко и Лонзингер, К методике изучения численности лесных Micromammalia на изолированных площадках, Уч. записки СГУ, т. I (XIV), вып. 2, 1938.—13. Плятер-Пло-

хоцкий, Вредные и полезные животные в сельском хозяйстве ДВК, Хабаровск 1934.—14. Соловьев, Некоторые грызуны тайги, как резервуар вируса весенне-летнего энцефалита в природе. Архив биол. наук, т. 56, вып. 2, 1939.—15. Строганов, Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности, Зоологический журнал, т. XV, вып. 3, 1936.—16. Тер-Вартанов, Захарченко, Иофф и др., Эпизоотии туляремии и методика их обнаружения, Журн. микробиологии и эпидемиологии, № 7—8, 1943.—17. Фенюк, Массовое размножение мышевидных грызунов на юго-востоке РСФСР в 1937 г., Сборник «Грызуны и борьба с ними», Саратов, 1941.—18. Venables a. Leslie, The rat and mouse population of corn ricks, Journ. Animal Ecology, 11, 1, 1942.

---

# HABITAT DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE BROWN RAT (RATTUS NORVEGICUS BERKENH.) IN A NORTH-WESTERN DISTRICT OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

**D. S. AISENSTADT**

**Epidemiological Laboratory**

## Summary

1. It was established by a study of the habitat distribution of the brown rat (R. norvegicus Berkenh.) in one of the North-Western districts of the european part of the USSR made in 1943, that as the result of the demolition of buildings in the towns and villages (creation of «desert zones» by the German invaders) this rodent settled widely in forest stations, inhabiting there the military mud-huts and blindages, as well as burrows in the forests and bogs.

2. Living under these conditions the brown rat utilizes largely natural food and green vegetation in particular, and also feeds on various small wild animals. Regular migrations of the rat were observed in the course of the year: in spring it migrates from the mud-huts and blindages and settles widely in the forest, in the autumn it centers around these constructions. Data concerning the proliferation of the brown rat show that it continues the whole year through, although naturally it is more intense in summer than in winter.

3. The control measures, used by the author under these conditions with considerable success and described in the concluding part of the article, may be applied with ease in any other district, where the brown rat lives in a «wild» state and allow to diminish successfully the numbers of this rodent species — the vector of various infectious diseases and the destroyer of food stocks.

---

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 3

# МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ ДИКОГО ВЕРБЛЮДА

**А. Г. БАННИКОВ**

**Кафедра зоологии Монгольского государственного университета**

Географическое распространение и биология дикого верблюда (Camelus bactrianus ferus) изучены крайне недостаточно. Более того, ряд авторов вообще берет под сомнение сам факт существования дикого верблюда, полагая, что наблюдения Н. М. Пржевальского и других ученых и путешественников относятся к домашним верблюдам, потерявшим своих хозяев. Последнее объясняется, с одной стороны, большим сходством дикой и домашней форм верблюда, т. е. сравнительно небольшими изменениями, которые претерпел верблюд в процессе доместикации, с другой стороны тем, что Центральная Азия вообще, а район обитания дикого верблюда особенно, очень мало изучены.

В течение летнего периода 1943 г. мне удалось проникнуть в район Джунгарской Гоби, где, по словам В. Ф. Ладыгина (1900 г.), им были встречены следы диких верблюдов. Мною был найден дикий верблюд в этом районе и собран некоторый материал по его географическому распространению и биологии. Этот материал я ниже излагаю, использовав, кроме того, некоторые данные, собранные экспедицией Ученого комитета Монгольской Народной Республики в Джунгарскую Гоби 1927 г. и хранящиеся в виде отчетов и личных дневников в архивах Ученого комитета М. Н. Р.

## Общая характеристика района работ

Район Джунгарской, или Заалтайской, Гоби посещался очень ограниченным числом исследователей. Биологами, насколько мне известно, он не посещался совсем.

Впервые Заалтайскую Гоби пересек с севера на юг в 1899 г. В. Ф. Ладыгин. В его предварительном отчете (1900 г.) мы находим короткие, но очень интересные путевые заметки, посвященные этому району. В 1927 г. Западную Гоби посетил Свен-Гедин, пройдя от Эдзин-гола до Хами, через Чоон-боом, Эхин-гол, Шара-хулус, Наран-сэбэтэй. Однако в своих популярных книгах этот путешественник ничего интересного, насколько мне известно, об этом районе не сообщил. В том же 1927 г. в этот район проникла экспедиция Ученого комитета. Исследовав Заалтайскую Гоби, повидимому, наиболее тщательно и полно, сотрудники ее, к сожалению, ничего не опубликовали; их отчеты частично использованы мною, как я уже упоминал выше. Что касается известных русских путешественников — Пржевальского, Потанина, Обручева и др., то при своих меридиальных пересечениях они прошли западнее или восточнее этого района.

Таким образом, ввиду скудности наших сведений об этом чрезвычайно интересном и своеобразном районе считаю нужным, перед тем как приступить к изложению материала о географическом распространении дикого верблюда, дать хотя бы краткую характеристику указанного района.

Джунгарская, или Заалтайская, Гоби в пределах Монголии является восточной частью, как бы продолжением Джунгарской впадины. Восточную границу этого района условно можно провести по меридиану Эдзин-гола (около 100°). С севера естественной границей являются Монгольский Алтай и Гобийский Алтай, а с юга Байшань и в самой западной части Тяньшань. Этот пустынный район площадью около 200 тыс. км², где ведущими формами рельефа являются горы и горные хребты, совершенно не заселен человеком.

Горы и горные хребты Заалтайской Гоби обнажены и часто скалисты. Относительное превышение их, как правило, достигает 200—500 м, только в отдельных случаях доходя до 800—1000 м. Однако абсолютные высоты могут быть до 2702 м (Атлас) и на юге даже до 3000 (Бейток-богда, Ихэхабтак). Ничтожные осадки (менее 60—80 мм в год) приводят к тому, что во всем районе совершенно нет постоянно действующих водных артерий, а бессточные впадины представлены солончаками или такырами. Наименьшие абсолютные высоты таких бессточных котловин около 700 м (Нарин-хуху Гоби). Таким образом максимальная амплитуда достигает 2000 м.

Орография района сводится в основном к чередованию длинных горных хребтов и широких межгорных долин — хоолаев. Дно таких депрессий — хоолаев представлено частично такырами, а чаще солончаками, опесчаненными равнинными или бугристыми песками.

Третьим основным элементом рельефа являются наклонные равнины, пересеченные многочисленными сухими руслами дождевых вод — сайрами. Сеть сайров необычайно густа, длина их на подгорных равнинах достигает 100 км. Крупные сайры с четко выраженным рельефом часто пропиливают даже тонкие высокие горные хребты, как Тосоту и Цаган-богда, а густота сети мелких сайров настолько велика, что местами на 1 км пути приходится более 20 сайров.

Сайрам, как правило, обязаны выходы грунтовых вод в виде редких ключей. К ним приурочены оазисы с пышными рощами разнолистных тополей (Populus diversifolia), густыми до 2—3 м высоты зарослями тростника (Phragmites) и кустарников. Из кустарников в оазисах в основном мы встречаем тамариск (Tamarix), реже лох (Eleagnus), цаганбургос (Salix sp.?), селитрянку Роборовского (Nitraria Roborowskii) и др. Часты в таких оазисах густые заросли дерису (Lasiagrostis splendens). В подседе встречается стройный поташник (Kalidium gracile), острец (Agropyrum pseudogropyrum), реже сибирский горец (Polygonum sibiricum), солодка (Glycyrrhiza, plantaginifolia), Glaux maritima, Triglochin maritimum и низкорослые осочки. Такие оазисы резко контрастируют с окружающими их каменистыми горами или щебнистой кустарниковой пустыней, черной от пустынного загара.

Характерная особенность пустынь Заалтайской Гоби — преобладание кустарников и полукустарников, при этом весьма ксероморфных, а также отсутствие эфемеров, что является следствием резко континентального климата и сухой, лишенной осадков весны. Видовой состав кустарниковых пустынь Заалтайской Гоби довольно различен. В основном здесь встречаются кустарниковые и полукустарниковые солянки: баглур (Anabasis brivifolia), шармот (Salsola arbuscula), затем парнолистник желтодревесинный (Zygophyllum xanthoxylon), реомюрия (Reaumuria songerica), поташник олиственный (Kallidium foliatum) и два-три вида караганы. На западе в значительном количестве встречается кустарниковая эфедра — дзерген (Ephedra Przewalskii), образующая кое-где очень своеобразные, чисто эфедровые пустыни. Саксаул встречается почти повсеместно, но не образует «лесов», а растет сильно изрежено по пескам и супесям.

Сайры имеют обычно более богатую растительность; помимо указанных видов здесь встречаются еще: тесх (Eurotia ceratoides), полынь вейничная (Artemisia scoparia), пижма (Tanacetum achillaeoides), миндаль (Amygdalus pedunculata), затем Diplacnne serotina, Scorzonera divaricata, в восточной части — потаниния (Potaninia mongolica).

Разреженность пустынь Заалтайской Гоби очень велика. Кустик от кустика растет на расстоянии 1—3 м. По мнению А. А. Юнатова [20] суровые условия господствующего здесь резко континентального климата настолько ограничивающи для роста растений, что они здесь находятся буквально на пределе своего существования.

В поземном ярусе всюду, кроме центральной части, можно встретить лук хумуль (Allium mongolica), ковылек гобийский (Stipa gobica), однолетник (Aristida adcensionis), а на западе и в центральной части однолетнюю солянку Halogeton arachnoideus.

Растительность песков, которые не имеют здесь широкого распространения и встречаются чаще в виде мелкобугристых пылевых песков, очень своеобразна. Это кусты хармыка (Nitraria Schoberi), которые благодаря своей распластанности накопили у основания стеблей переносимые ветром песок и пыль. Бугры эти, обязанные своим происхождением хармыку, имеют 2—3 м в диаметре и 1—2 м в высоту. Помимо хармыка, по песчаным буграм растет саксаул. Иногда, если грунтовые воды близки, встречается тамариск. Из других видов изредка встречаются тростник, поташник, затем полынь (Art. xerophytica), верблюдатник (Corispermum).

Растительность гор и горных хребтов в связи с недоразвитостью почвы, близостью коренных пород, часто на глубине менее 5 см, и сильной защебленностью — бедна. Основные виды — тот же гобийский ковылек, лук хумуль, баглур, шармот, скорценера, реже житняк гребенчатый (Agropyrum cristatum), тонконог (Koeleria gracilis). Из кустарников здесь очень обычна карагана, а на западе два вида эфедры. По ущельям и сайрам растут в значительных количествах реомюрия, парнолистник желтодревесинный, тесх и миндаль — буйлис. В горах Цаган-богда широко распространен ревень — баджуно (Rheum leucorhizum).

## Географическое распространение дикого верблюда

На существование дикого двугорбого верблюда в Центральной Азии впервые указал Марко Поло в XIII в.; еще раньше о нем было известно по китайским летописям. В турецкой географии Хаджи-Хальфа (XVII в.) говорится, что в Восточном Туркестане охотились за дикими верблюдами (Боголюбский [3]). Паллас [13] и Дюгальд указывали на существование дикого верблюда. На существование дикого верблюда в Центральной Азии указывали Певцов [14], Беллю (Bellew [1]), Шау (Shaw [19]), Сиювенкианло и ряд других исследователей и путешественников. Однако никем из названных авторов дикий верблюд не был добыт и описан. Наконец, Н. М. Пржевальский во время своего второго путешествия в Центральную Азию добыл верблюда близ озера Лоб-нор. Во время своего третьего путешествия Н. М. Пржевальский встретил диких верблюдов вторично и собрал сведения о их распространении [15]. Несколькими годами позже о распространении дикого верблюда писал Свен-Гедин [4]. Более поздние данные и оригинальные работы по распространению дикого верблюда мне неизвестны.

Выясняя современный ареал дикого верблюда, или хаптагая[1], в период своего пребывания в Заалтайской Гоби, я обратил особое внимание на изменение ареала во времени, для чего тщательно собирал опросные сведения, а также сопоставлял свои данные с данными, собранными экспедицией Ученого комитета в 1927 г. и заимствованными мною из дневников и отчетов ее участников.

Современный ареал дикого верблюда нанесен мною на карту. Северо-восточная граница ареала проходит в 30—40 км восточнее колодца Хуругчигут-худук (98°50′; 42°40′), далее на северо-запад мимо восточного края хребта Цаган-богда, через урочище Эхингол на восточную оконечность хребта Эдэрэнгиин-нуру. По хребту Эдэрэнгиин-нуру граница проходит вдоль до северо-западного края этого хребта, откуда резко поворачивает на юг, мимо горы Хотонхаэрхан, становясь западной границей; затем, почти строго по меридиану 96°, опускается к югу и переходит государственную границу Монголии где-то в районе Хархаин-бурун-умун-обо; далее поворачивает к западу, проходя через горы Тайгдобхур. Здесь, становясь южной, граница проходит по нагорью Ханьшуй-нуру, примерно до гор Сербэнхоршюд, где поворачивает на север к колодцу Хуругчигут-худук. Последняя, самая южная часть ареала по нагорью Ханьшуй-нуру мною непосредственно не прослежена, но по опросным данным южнее северного склона этого нагорья дикие верблюды уже давно не заходят. Это связано, видимо, с постройкой автомобильной дороги и телеграфа Анси — Хами и Хами — Менфу.

В особенно большом числе хаптагаи обитают в обширной впадине Нарин-хуху, в Одхони-хоолай, в районе гор Арслан-хайрхан, к югу от Цаган-богда, в котловине Шалаин-хотои-судал-хоолай и вероятно на северных склонах нагорья Ханьшуй-нуру. Места обитания хаптагая в различные сезоны различны, в связи с чем представление об ареале может меняться. Об этом я скажу ниже, сейчас же остановлюсь на изменениях ареала хаптагая за последние годы.

По данным экспедиции Ученого комитета, в 1927 г. северные и северо-западные границы ареала были примерно те же, что и в настоящее время. Восточные и юго-восточные границы ареала, напротив, были значительно отодвинуты. Так, восточная граница распространения хаптагая проходила от хребта Эдэрэнгиин-нуру на колодец Чоонбоом (куда изредка зимой хаптагаи забегают и теперь) и через за-

[1] Монгольское название дикого верблюда — хаптагай, в противоположность домашнему, который называется тэмэ.

падный край гор Тосоту (100°10′). Затем граница поворачивала на юго-восток к берегам Гашук-нур, куда хаптагаи приходили зимой, и далее на юг вдоль Морин-гола, крайнего западного рукава Эдзингольской дельты. Крайняя юго-западная точка обитания дикого верблюда находилась поблизости от горной группы Бороула, откуда южная граница шла на запад, огибая нагорье Ханьшуй-нуру, примерно на 100 км южнее. Повернув на север южнее гор Тайгдобхур, граница проходила приблизительно там же, где и в настоящее время (см. карту).

Таким образом, за последние 15 лет ареал дикого верблюда в этом районе сократился почти вдвое. В отчете экспедиции в Джунгарскую Гоби в 1935 г. один из сотрудников Ученого комитета уже писал о том, что дикий верблюд, по распросным данным, почти совершенно перестал подходить к берегам Гашун-нура и Морин-гола и что вообще южнее нагорья Ханьшуй-нуру хаптагаи стали исключительно редки.

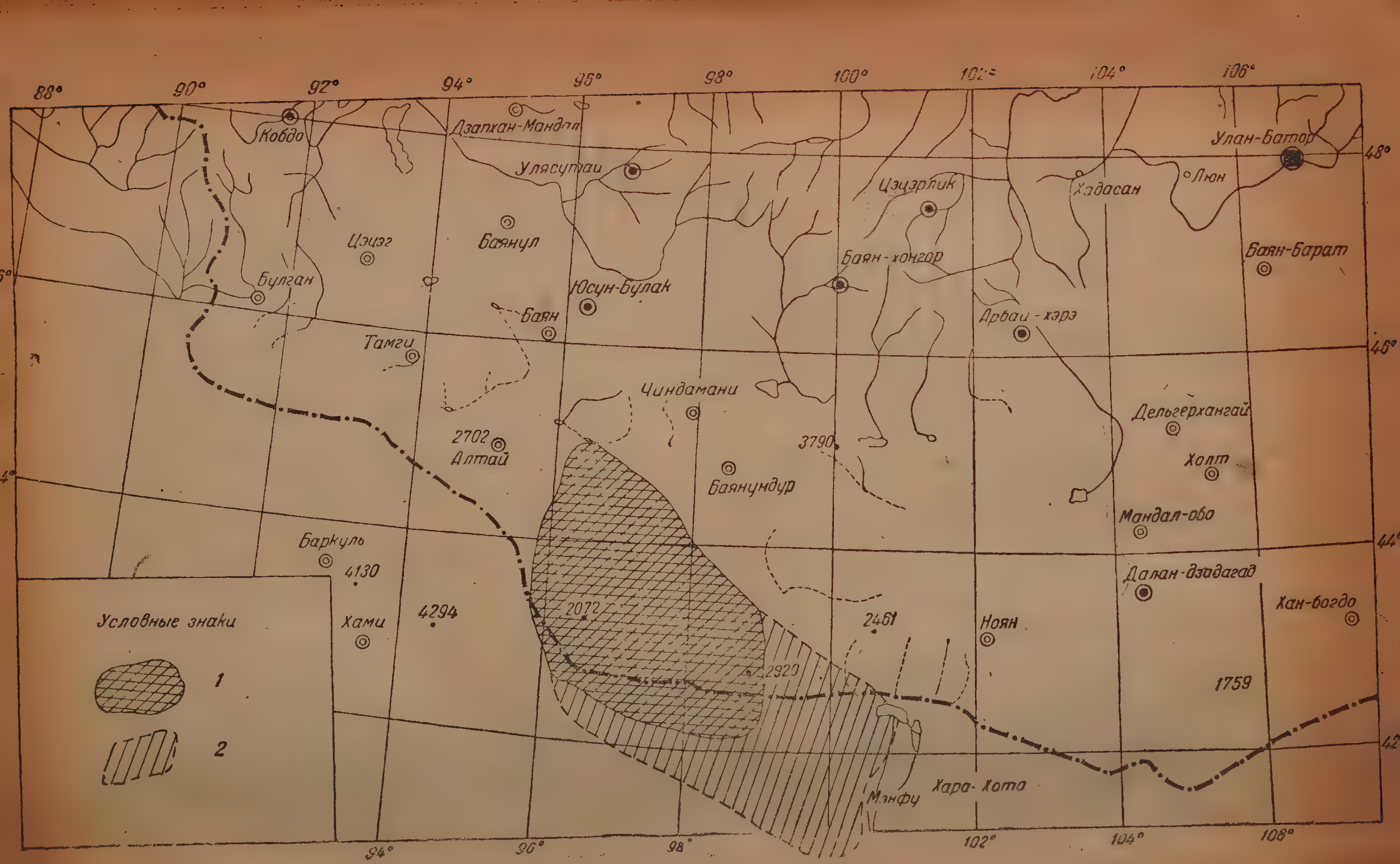
На основании приведенных выше данных можно считать установленным, что дикие верблюды, обитающие в описанном районе, не сообщаются больше с верблюдами Лоб-нора. Что касается границ распространения последних, то есть все основания предполагать, что они сократились, если в связи с освоением района Лоб-нора здесь вообще еще остались дикие верблюды.

## Сезонные перемещения внутри ареала и биотопы

Очерченные выше границы ареала относятся ко всем сезонам года. В действительности же дикий верблюд в разные сезоны населяет различные участки ареала. Осенью и весной хаптагай предпринимает широкие кочевки.

Летом основной район обитания хаптагая Одхони-хоолай, район горы Арелан-хайрхан и Нарин-хуху-Гоби. Южнее, у гор Цаган-богда, Атас, а тем более в районе Наран-сэбэстэй, Шалаинхотонсудан-хоолай и далее к югу дикий верблюд встречается лишь зимой. Повидимому, в конце сентября хаптагай предпринимает кочевки в южную часть ареала. Экспедиции Ученого комитета приходилось встречать свежие одиночные следы и группы следов диких верблюдов, ведущих в одном направлении с севера на юг, в последних числах этого месяца. Хаптагаи, вообще способные к длинным безостановочным переходам на несколько десятков километров, совершают перекочевки особенно быстро. Идут они обычно гуськом, изредка расходясь, редко останавливаясь и почти не кормясь до полудня, когда ложатся на отдых. После короткой лежки где-либо между кустами саксаула или эфедры они продолжают свой путь в старом направлении, часто через совершенно бесплодные, лишенные растительности места, до сумерок; затем, коротко покормясь обычно опадающей в это время листвой разнолистного тополя — тороя, ложатся на ночь. Таким образом, дикие верблюды покрывают за день часто более 100 км; следовательно, осенние перекочевки на юг занимают максимум 6—8 дней.

Обратные перекочевки весною, в апреле-мае,— наиболее тяжелое время для хаптагая. Зимние кустарниковые корма изрядно истощают их, и весною длинные 300—600 км переходы, местами через каменистые участки пустыни, лишенные воды и корма, приводят к гибели наиболее слабых. О частых случаях гибели диких верблюдов в это время года говорили мне охотники. Труп старого самца нашла в оазисе Цаган-Бургас экспедиция Ученого комитета. Самец этот, по словам одного из сотрудников экспедиции, пришел с юга, был необы-



Улан-Батор
Люн
Хадасан
Баян-Барат
Цэцэрлик
Баян-хонгор
Арбаи-хэрэ
Дельгерхангай
Холт
Мандал-обо
Далан-дзадагад
Хан-богдо
1759
Ноян
Хара-Хото
Мэнфу
2461
2920
3790
Баянундур
Чиндамани
2072
Кобдо
Дзапхан-Мандал
Улясутаи
Баянул
Цэцэг
Булган
Юсун-Булак
Баян
Тамги
2702
Алтай
Баркуль
4130
Хами
4294
Условные знаки
1
2
88°
90°
92°
94°
96°
98°
100°
104°
106°
102°
108°
48°
46°
44°
42°

чайно исхудавшим после долгой голодовки и жажды; добравшись до ключа, он опился и издох.

Биотопы, занимаемые диким верблюдом в связи с сезонными перекочевками, естественно различны в различное время года.

Летом хаптагаи держатся в основном по долинам — хоолаям и мелкосопочнику, где кустарниковая пустыня разнообразнее по видовому составу слагающей ее растительности и где имеется более или менее богатый поземный травяной ярус. Такие пустыни в типе будут саксаулово-эфедровые с большим количеством шармота, баглура, джузгуна (Colligonum mongolicum), пижмы (Tanacetum achillaeoides), хонгальцок (Thermopsis lanceolata) и местами однолетника Halogeton. По мелкосопочнику, где держатся дикие верблюды, растительность богаче: помимо шармота, баглура, здесь много гобийского ревеня, миндаля, двух видов караганы (C. auranthiaca, C. pygmae), крупного сочного парнолистника (Zygophullum sp.?), а в поземном ярусе обычен ковылек гобийский, скорцонера (S. diviricata), лук хумуль (Arnebia guttata), Halogeton. Особенно охотно держатся хаптагаи летом в местах, где долины чередуются с мелкосопочником (например между Одохони-хоолай и Арелон-хайрхан, где мы встретили два табуна диких верблюдов на протяжении одного дня). Мелкосопочник местами по своей морфологии приближался к пеноплену и примерно 40% площади составляли долины, густо испещренные мелкими сайрами. Характер растительности по долинам и сопкам был примерно такой же, как описанный выше, однако наличие большого числа сайров придавало ей еще большее разнообразие. По сайрам росли в значительном количестве такие виды, как реомюрия, пиретрум (Pyrethrum dyscoideum), донтостемон (Dontostemon integrifolius) и др.

Таким образом, летние биотопы, расположенные в северной части ареала дикого верблюда, являются по богатству и разнообразию растительного покрова одними из наилучших пастбищ во всей Заалтайской Гоби.

Зимние биотопы, лежащие на юге, по своему рельефу могут быть как равнинами и мелкосопочниками, так и горами. Особенно ранней весною, во время пылевых бурь — шурганов, хаптагаи, повидимому, охотно держатся в горах, защищающих их от ветра; к тому же здесь по южным склонам очень рано появляется молодая растительность.

Равнинную часть зимних биотопов характеризуют кустарниковые, в основном эфедрово-саксауловые пустыни. Большое количество шармота и близкого к нему еще одного вида рода Salsola, балгура, парнолистника желтодревесинного, реомюрии и двух-трех видов караганы характерно для зимних биотопов. Особенно охотно держатся дикие верблюды в местах, изрезанных сайрами. По сайрам разреженность растительного покрова часто в несколько раз меньше, чем на ровной поверхности, да и видовой состав, как указывалось выше, разнообразнее. Зимние пастбища диких верблюдов в горах также в основном приурочены к сайрам, где помимо того же шармота и баглура имеется значительное количество эфедры, гобийского ковылька, житняка гребенчатого, а местами часто встречаются участки густых порослей дериса и даже мелкого тростника.

Если оазисы не посещаются человеком, то дикие верблюды в зимний и особенно осенний период охотно придерживаются их.

В связи с приподнятостью всей Джунгарской Гоби, средние абсолютные высоты которой равны 1600—1800 м, хаптагаи часто обитают до высоты 2000 м с лишним. Таким образом, утверждение Кове (Cauvet [7]) — «там, где складки земной поверхности возвышаются над уровнем моря более чем на 1500 м, верблюд исчезает...» — в применении к дикому верблюду надо считать неверным.

## Корма и водопои

Основной материал по питанию дикого верблюда, которым я располагаю,— это наблюдение за кормящимися, потравы по их следам и потравы кругом дневных лежек. Этот отрывочный и неполный материал в некоторой степени дополнен опросными сведениями.

В летний период основными кормами дикого верблюда являются: баглур, лук хумуль, ковылек гобийский, Galogeton, парнолистник (Zygophyllum sp.?) с крупными сочными листьями, поташник (Kallidium sp.?), шармот, как исключение — молодые побеги саксаула и эфедры.

Осенью хаптагаи особенно охотно поедают листья разнолистного тополя тороя, подходя за ним к оазисам.

Что касается зимних кормов, то некоторое заключение о них можно сделать на основании ботанической характеристики зимних биотопов дикого верблюда. Подтверждается это и опросными данными. Так основными зимними кормами являются: эфедра, баглур, шармот, побеги саксаула, местами дерис, тростник и ковылек гобийский.

В настоящее время дикий верблюд больше всего страдает от ограниченного числа водопоев: во всем районе очень незначительное число открытых водоемов, причем у ряда их в самые последние годы начали селиться люди. По мере проникновения людей и заселения последними открытых источников, дикие верблюды вынуждены отступать все в более и более безводные места, совершая в поисках воды огромные переходы. По рассказам местных жителей, им приходилось наблюдать, как зимой, когда корма особенно сухие (снег в этом районе отсутствует совершенно), дикие верблюды несмотря на всю свою осторожность подходили к ключам, долго бродили вокруг на значительном расстоянии и все же, мучимые жаждой, иногда в сумерки приближались к ключу, жадно и долго, не отрываясь, пили воду. Бывали случаи, когда хаптагаи здесь же у ключа гибли от опоя.

Только что описанное положение с водопоями, мне кажется, и явилось одной из главных причин сокращения ареала и вымирания дикого верблюда.

## Суточная деятельность

Характерной особенностью дикого верблюда являются его широкие кочевки в течение суток, большие дневные переходы, даже в случае обильных кормов. Однако суточная деятельность хаптагая имеет свой ритм.

В дневные полуденные часы дикие верблюды ложатся на отдых, на участке такыра (торима), между редкими кустами саксаула, в межсопочной котловине на песчаных участках или просто на равнине, где-либо около одинокого кустика. Хаптагаи определенно избегают ложиться в густых кустарниковых зарослях, в узких глубоких сайрах, между камней и скал, в бугристых песках, в оазисах с тороем и тростником — одним словом во всех тех местах, откуда плохо видна окружающая местность и где к спящим верблюдам легко подкрасться незамеченным. Те же места выбирают хаптагаи и для ночных лежек. Так, поднятая нами 16.VIII около 12 часов первая группа диких верблюдов лежала между низкими сопками, на гладкой глинистой почве небольшого такыра, между редкими кустами саксаула. Вторая группа хаптагаев, поднятая нами около 15 часов того же дня, лежала на песчаном участке кустарниковой пустыни среди кустиков эфедры.

Данные, полученные при изучении свежих следов, подтверждают эти наблюдения. Так, одиночные следы видимо старого самца, прослеженные мною на значительное расстояние, говорили о том, что

хаптагай, кормившийся по мелкосопочнику и в межгорной котловине, к вечеру вышел на открытый низкий холм, долго ходил кругом, затем улегся на ночевку. Всю ночь он провел на одном месте. Лежка была сильно растерта и мочился он в этом месте 3—4 раза, неизменно вставая каждый раз. На рассвете он ушел на северо-восток, ровным размашистым шагом, почти не останавливаясь, срывая на ходу редкие здесь кустики крупного парнолистника. Следы вокруг дневных лежек первой группы хаптагаев, встреченных нами 16.VIII, говорили о том же. Верблюды провели тут, видимо, не только дневные часы, но и, возможно, ночные. Сильно истертая поверхность глинистого такыра, поломанные кусты саксаула, большое количество мочи и следов различной свежести свидетельствовали о том, что этот такыр неоднократно служил местом отдыха для диких верблюдов.

Таким образом, можно считать, что наиболее активны дикие верблюды в утренние и вечерние часы. Полуденное жаркое время, как и ночь, хаптагаи проводят на лежках, причем выбирают для этого открытые места.

В полуденные часы не все верблюды спят. Во всех случаях я наблюдал, как около лежки, где спали самки и молодые, неподвижно стоял вытянув шею и медленно поворачивая голову в разные стороны самец-бур. Такой самец-сторож находился обычно несколько поодаль, на холме или на склоне сопки. В качестве иллюстрации приведу выписку из дневника, где записана одна из моих встреч с табуном диких верблюдов.

Темнобурый крупный самец стоял на гребне увала, рельефно вырисовываясь на фоне неба; поодаль внизу, на такыре, в 10—12 шагах лежали самки и молодежь. Машина выехала из-за сопки; как по команде все хаптагаи вскочили, несколько мгновений смотрели на нас, высоко подняв головы и вытянув шеи. Затем первый прыгнул самец, а за ним бросились бежать остальные. Поездка по их следам дала много любопытного. От южного края наклонной долины Одхони-хоолай верблюды пошли крупной рысью на север, почти не останавливаясь, гуськом, изредка расходясь. Так они прошли в одном направлении 30—35 км, когда немного покормились; испуганные, возможно шумом нашей машины, они снова бросились бежать в прежнем направлении, также гуськом, причем самый крупный темный самец бежал все время впереди. Еще через 15—20 км они остановились, затем свернули к ключу Майхан-булак, где мы их увидели вновь на расстоянии 3—3,5 км. Хаптагаи заметили машину почти в тот же момент, как она выехала из-за холмов. Это говорит о прекрасном зрении диких верблюдов, ибо машина была на фоне темного увала, а склонившееся к западу солнце светило верблюдам в глаза. Самец остановился, вытянул шею, а за ним в шеренгу выстроились все остальные, повернувшись в нашу сторону. Несколько минут хаптагаи стояли совершенно неподвижно, напряженно вглядываясь в машину. Затем, изменив только что избранному ими направлению, повернули на северо-восток к видневшемуся на горизонте зубчатому хребту Эдерингиин-нуру. В бинокль с увала было видно, как верблюды уходили крупной рысью все дальше и дальше. За этот день, считая с 3 часов дня, когда они впервые были замечены, верблюды сделали по меньшей мере 80—90 км.

Замечу, что, по рассказам охотников, эти сторожкие животные, будучи раз подняты, всегда уходят, не останавливаясь, на много десятков километров. Поэтому охота на них очень трудна и требует большой выдержки и уменья. Быстрота бега у хаптагая и его выносливость значительно превышают скорость и выносливость домашних верблюдов, в силу чего догнать их для охотника не представляется возможным.

### Состав табунов, размножение

В табунах дикого верблюда всегда есть минимум один самец. Количество самцов зависит, видимо, от времени года и от количества самок в табуне. Так, в табунах из 5—6 голов, где имеются 3—4 самки и 1—3 молодых, бывает один самец. В табуне же, который мы преследовали в Одхони-хоолай, было 10 голов, из них, повидимому, один старый темный самец-вожак и еще один более молодой самец; остальные — самки и молодежь (последние в числе трех). Экспедиция

Ученого комитета осенью 1927 г. наблюдала табуны с другим соотношением полов. В одном табуне ими были отмечены: 2 самки, 3 молодых и 1 старый самец. Часты, повидимому, самцы одиночки. Одиночек самцов встречала только что упомянутая экспедиция. Следы таких самцов одиночек попадались и мне.

Можно с большой долей вероятности предполагать, что столь большое число самцов не естественно для популяции дикого верблюда. Надо думать, что в популяции дикого верблюда, до того момента, как этот вид стал вымирать, число самцов было меньше или, вернее, число самок было больше. Это находит свое подтверждение в том, что самцы хаптагаи охотно отбивают самок домашнего верблюда. Во время гона у хаптагая, который начинается в первой половине января, в каждом табуне бывает только один самец. При приближении другого начинаются жестокие драки. Злые одиночные самцы как раз в этот период в поисках самок часто забегают на 300 км и более к северу, где есть население и домашние верблюды. При этом, по рассказам монголов, часты случаи, когда хаптагаи нападают на табуны домашних верблюдов, убивают самцов и пытаются крыть самок. По свидетельству жителей самонов, наиболее близких к границам ареала дикого верблюда, они вынуждены в январе, оберегая своих верблюдов, откочевывать к северу.

Однако считаю необходимым подчеркнуть, что данными, которые прямо указывали бы на нарушения естественного соотношения полов, я не располагаю, так что последние являются лишь предположением.

## Заключение

Придерживаясь того взгляда, что современный дикий верблюд является исходной дикой формой, ибо в его экологических и анатомических особенностях[1], как то в строении мощной зубной системы, в строении горбов, конечностей и т. д., мы находим ряд существенных отличий,— я все же полагаю, что популяция дикого верблюда получала пополнение за счет домашних животных. Факты, когда к диким верблюдам присоединялись домашние, довольно многочисленны. Об этом я имею сведения от скотоводов, жалующихся на угон домашних самок самцами хаптагая. Аналогичные указания имеются и в литературе.

Поддерживаемая в некоторой степени за счет домашнего верблюда, популяция диких в историческое время, в связи с очень древней культурой на территории Центральной Азии, повидимому, никогда не имела особенно обширного ареала. Однако еще 50 лет тому назад значительная часть пустынных районов была занята этим видом. Быстрое сокращение ареала за последние 30 лет связано с особенно интенсивным проникновением человека в самые глухие уголки пустыни. При этом решающую роль в вытеснении дикого верблюда сыграло главным образом возникновение в Гоби постоянных населенных пунктов. Населенные пункты, естественно, возникают вблизи открытых источников — ключей и ручьев, которые столь редки в пустыне. Лишившись водопоев, дикие верблюды вынуждены были уходить или в степные районы, где много открытых водоемов в виде рек и озер, или, напротив, в безводные пустыни. Проникновение дикого верблюда в район сухих степей по кормовым и климатическим особенностям этих мест вполне возможно; однако препятствуют этому, с одной стороны, человек, а с другой стороны — хищники и среди последних в первую очередь волки.

Оттесненные в безводные районы дикие верблюды испытывают

---

[1] Особенности анатомического строения дикого верблюда будут изложены автором в другом месте.

все острее и острее недостаток в воде. Первыми, повидимому, гибнут, как менее выносливые и более слабые, самки и молодые.

В заключение считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность Монгольскому правительству в лице премьер-министра маршала Чойбалсана за помощь и заботу о нуждах экспедиции. Выражаю также благодарность спутникам по экспедиции геоморфологу Э. М. Мурзаеву и ботанику А. А. Юнатову, не только помогавшим мне при сборе материала, но и предоставившим в мое распоряжение свои неопубликованные данные по геоморфологии и растительности Заалтайской Гоби. Наконец, должен поблагодарить студента-биолога Монгольского университета Цыбыгмита за посильную помощь при сборе материала в трудных условиях Джунгарской Гоби.

## Выводы

1. Границы распространения дикого верблюда в пределах Джунгарской Гоби в настоящее время следующие. Северные и северо-восточные: хребет Эдеренгиин-нуру, гора Хатон-хайрхан; восточные: оконечность упомянутого хребта, восточное предгорье Цаган-богда; южные: нагорье Ханьшуй-нуру; западные: примерно по меридиану 96°.

2. За последние 15 лет ареал дикого верблюда в пределах Джунгарской Гоби сократился почти вдвое.

3. Весною и осенью верблюды совершают кочевки, летом придерживаясь северных, а зимой южных частей ареала. Летние биотопы характеризуются тем, что помимо кустарников в этих участках пустыни встречаются травянистые растения и среди них значительное число однолетников. Зимние биотопы — это в основном чисто кустарниковые пустыни. Весною дикие верблюды часто держатся в горах.

4. В настоящее время дикий верблюд больше всего страдает от ограниченного числа водопоев. Это связано с тем, что человек занял почти все открытые водоемы.

5. Наиболее активны дикие верблюды в утренние и вечерние часы. Ночью и в полуденные часы они спят на открытых местах. За сутки дикие верблюды совершают большие переходы.

6. В табунах у дикого верблюда бывает один-два самца на три-пять самок. Часто встречаются одиночные самцы. В период гона, который в среднем приходится на январь-февраль, особенно заметно кажущееся ненормальным большое число самцов в популяции.

7. Причиной сокращения ареала и вымирания дикого верблюда надо считать то, что человек занял открытые источники.

## Литература

1. Bellew, Kashmir and Kashgar, A Narrative of the journey of the Embassy to Kashgar, 1873—1874.—2. Blanford, Exhibition of and remarks upon a skin of Wild Camel, Proc. Zool. Soc.. London, 1892.—3. Боголюбский С. Н., Происхождение верблюдов, Сборник «Верблюдоводство», 1934.—4. Hedin Sven, Scientific results of a journey in Central Asia, 1899—1902.—5. Hedin Sven, Auf grosser Fahrt, 1928.—6. Казнаков А. Н., Мои пути по Монголии и Каму, Труды экспедиции, т. II, вып. 1, 1907.—7. Cauvet, Le chameau. 1925.—8. Ладыгин В. Ф., О пересечении Гоби от Далын туру в Сучжоу, Изв. Импер. Русского Географического общества, т. XXXVI, вып. II, 1900.—9, Лакоза И. И., Разведение, Сборник «Верблюдоводство», 1934.—10. Littledale, Field-notes on the Wild Camel of Lob-nor, Proc. Zool. Soc. London, 1894.—11. Марко Поло, Путешествие, 1-е рус. изд.—12. Мурзаев Э. М., Предварительный отчет о поездке в Джунгарскую Гоби, 1943 (рукопись).—13. Pallas, Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reichs, Bd. II, 1771.—14. Певцов М. В., Отчет об экспедиции в Монголию, Изв. Рус. Географического Об-ва, т. XVI, вып. 5, 1881.—15. Пржевальский Н. М., От Кульджи за Тянь-шань и на Лоб-нор, 1883.—16. Пржевальский Н. М., Дикий верблюд, «Природа и охота», № 2 (февраль), 1878.—17. Пржевальский Н. М., Из Зайсана через Хоми в Тибет и на верховья Желтой реки, 1888.—18. Румянцев Н. В. и Лакоза И. И.. Техника разведения, Сборник «Верблюдоводство», 1934.—19. Shaw, Visits to high Tartary, Jarkned and Kashgar, 1872.—20. Юнатов А. А., Предварительный отчет об экспедиции в Джунгарскую Гоби, 1943 (рукопись).

# DATA ON THE BIOLOGY AND THE GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE WILD CAMEL

A. G. BANNIKOV

Chair of Zoology of the Mongolian State University

## Summary

At the present time, the areal of the wild camel within the limits of the Djungari Gobi Desert appears as follows: on the North and North-West it is bordered by the Ederenghiin-Nuru mountain-ridge and Mt. Khoton-Khairkhan, on the East by the Eastern extremity of the same mountain-redge and the Eastern submountain region of Tzagan-Bohda, the southern border crosses the Khanshui-Nuru plateau and the Western follows closely the 96th meridian. In the course of the last 15 years the areal of the wild camel in the Djungari Gobi has shrunk almost to half of its former extension.

In spring and in autumn the wild camels migrate within the areal described above, in summer they keep more to its Northern and in winter—to its Southern parts. Their summer habitat is characterized by the presence of grasses, besides brushwood and scrubs. The winter biotopes are represented mainly by brushwood deserts. In spring the wild camels often keep to the mountains. At the present time, the wild camel suffers most from the limited number of watering places. The cause of this is that almost all the open water-reservoirs of the Djungari Gobi Desert have been occupied by man.

The greatest activity is shown by the wild camels during morning and evening hours. In the night and during the midday hours they sleep on open spaces. They travel great distances in the course of one day. In their droves there are usually one-two males for three-five females. Often single males are encountered. During the mating period, which usually takes place in January—February, the abnormally high proportion of males in the wild camel population becomes particularly evident.

The occupation of the open water-reservoirs by man must be regarded as the cause of the reduction of the areal of the wild camel and of the speedy extinction of this animal.

---

# *ВНИМАНИЮ ПОДПИСЧИКОВ*

З связи с тем, что в 1945 г. увеличен объем перечисленных
ке журналов Академии Наук СССР, соответственно увели-
ается подписная цена на эти журналы,

менно:

| | Старая цена за год | Новая цена за год | Разница |
|---|---|---|---|
| Доклады АН на русск. яз. . . . . | 90 р. | 144 р. | 54 р. |
| Доклады АН на иностр. яз. . . . | 90 р. | 144 р. | 54 р. |
| Изв. АН, сер. математическая . . | 36 р. | 72 р. | 36 р. |
| » » » физическая . . . . | 48 р. | 96 р. | 48 р. |
| » » » географическая и еофизическая . . . . . . . . . . . | 48 р. | 72 р. | 24 р. |
| Изв. АН, сер. биологическая . . . | 54 р. | 108 р. | 54 р. |
| » » » геологическая . . . | 48 р. | 60 р. | 12 р. |
| Изв. АН, Отд. химических наук | 48 р. | 66 р. | 18 р. |
| Изв. АН, Отд. технических наук | 96 р. | 120 р. | 24 р. |

Зо избежание перерыва в высылке журналов Контора «Ака-
книга» просит подписчиков внести по месту сдачи основного
аза разницу в подписной цене.

З случае неуплаты разницы до 1 июля 1945 года срок под-
ки будет сокращен.

*«АКАДЕМКНИГА»*

Подп. к печ. 20/III—45 г. Зак. 1412. тир. 240 000.
2-я тип. издат. Академии Наук. Москва, Шубинский пер., 10.

## СОДЕРЖАНИЕ



## CONTENTS



Ответственный редактор акад. *Е. Н. Павловский*

Подписано в печать 23. VI. 1945 г. Объем 4¹/₄ печ. л. 7,25 уч.-изд. л.
А19893 Тираж 1800 экз. Цена 8 руб. Зак. 353

2-я типография издательства Академии Наук СССР,
Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги), на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; $м^3$; $см^3$; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на который должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на ⅓ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, *A. mellifera* или *A. m. ligustica* (для подвидов):

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать ⅕ текста всей статьи и должен по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.